Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden.

Von

E. Martini.

(Aus dem zoologischen Institut in Rostock.)

II.

Mit Tafel I—III und zwei Figuren im Text.

Pseudalius minor.

Daß die lange Zeit, die bis zu dieser Fortsetzung meiner Arbeit verstrichen ist, nicht auf Materialschwierigkeiten beruht, wird der Leser nach dem in der Einleitung Gesagten wohl annehmen. Mit solchen habe ich auch tatsächlich nicht zu kämpfen gehabt. Eine *Phocaena communis*, die dem zoologischen Institut auf mein Ersuchen in der liebenswürdigsten Weise von der hiesigen Firma Wendt u. Co. zur Verfügung gestellt wurde, enthielt besonders in den häutigen Sinus des Kopfes große Mengen dieser Nematoden, außerdem in den Bronchien, hier neben *Pseudalius convolutus*; beide Formen trafen sich auch in der Nasenhöhle und der Trachea. In Knötchen der Lunge fand sich *Pseudalius tumidus* nicht selten. Von *Pseudalius inflexus* wurden nur zwei noch nicht geschlechtsreife Individuen gefunden. Die Embryonen von *Pseudalius minor*, die fast jedes ♀ in größerer Menge aller Stadien enthielt, ließen sich bei der Durchlässigkeit ihrer Eihüllen mit allen von mir verwerteten Fixierungsflüssigkeiten leicht und, soweit ich bemerkt habe, ohne schädliche Veränderung der Struktur fixieren. Angewandt wurden in erster Linie Sublimat, Sublimatessigsäure, ferner Sublimat-Osmiumsäure, FLEMMINGsche Mischung, Pikrinessigsäure, endlich Goldchlorid. Auch in den in toto mit Sublimat oder Sublimatessigsäure konservierten Weibchen zeigten sich die Embryonen bestens erhalten.

Die Methode, deren ich mich jetzt zur Herstellung von Totalpräparaten bediene, möchte ich hier kurz erwähnen. Sie ist der bei der Anfertigung mancher Blutpräparate zur Anwendung kommenden

nachgebildet, vgl. SCHAUDINN, 1903[1]. Der Uterus mit den zu untersuchenden Stadien bei sehr großen Tieren, bei kleinen Nematoden ein oder mehrere ganze Weibchen, werden in einer Spur physiologischer Kochsalzlösung auf einem Deckgläschen möglichst fein zerzupft, der Inhalt des Uterus bzw. der ♀♀ wird mit den Nadeln recht gleichmäßig über das Gläschen verteilt und dasselbe dann, wenn an den Rändern des Präparates sich Eintrocknung eben zu zeigen beginnt, mit der Objektseite auf die Fixierungsflüssigkeit fallen gelassen. Es gerinnen dann genug Eiweißbestandteile, um die Mehrzahl, besonders der einzeln liegenden Embryonen am Glase zu befestigen. Diese Befestigung beweist sich auch bei direktem Übergang in 50 % Alkohol als dauerhaft. Wie die Fixierung auf dem Sublimat, so werden Färbung usw. auf den betreffenden Flüssigkeiten vorgenommen. Erst das in Xylol aufgehellte Objekt kommt auf den Objektträger mit ein paar Haaren gestützt auf Balsam. Eine Anzahl Objekte geht natürlich verloren, oft erst im Alkohol. Es sind dies vornehmlich größere Stücken Leibeswand oder Uterus mit den in ihnen noch enthaltenen oder ihnen anhaftenden Objekten. Das ist kein Unglück, da, abgesehen von den im Uterus eingeschlossenen Objekten, deren Bilder natürlich weniger scharf sind als die der freien, auch die umliegenden Objekte meist nicht der Beobachtung günstig sind. Denn um diese größeren Teile wird durch Adhäsion Flüssigkeit angesammelt, und die aus ihr reichlicher niedergeschlagenen und gefärbten Eiweißteile können recht störend sein, während bei den dünner verteilten Embryonen derartig gefärbte Niederschläge mir nie störend geworden sind. Man entfernt daher gut die größeren Gewebeteile zum Teil. Allerdings muß noch ein Verlust erwähnt werden, der störender ist. Wie leicht verständlich, reißen sich alle aus der Eihülle bereits freien Embryonen, die durch den schon kräftigeren Chitinpanzer vor raschem Tode mehr oder weniger geschützt sind von der losen Anheftung ab und sinken unter.

Derartig hergestellten Präparaten fehlt natürlich die Rollbarkeit der nach dem BOVERIschen Verfahren hergestellten. Es ist das für das Studium vom 12 zelligen Stadium aufwärts bis zur Differenzierung der dorsalen Ectodermzellreihen ein bedeutender Übelstand, bei allen Objekten, die keine deutliche Placula ausbilden, während bei letzteren die gut orientierten Präparate zahlreicher sind, sich auch sehr deutlich von den andern unterscheiden. Für die uns interessierenden

[1] Studien über krankheitserregende Protozoen. II. *Plasmodium vivax.* Arbeiten k. Gesundheitsamt. Bd. XIX.

Stadien spielt dieser Fehler kaum eine Rolle. Sind doch genügend Objekte in allen Stadien und in allen Orientierungen vorhanden, letztere auch meist leicht kenntlich.

Man kann nun natürlich auch die Fixierung in derselben Weise auf einem Objektträger vornehmen, indem man ihn mit der Ausstrichseite etwa 3 Minuten auf ein Schälchen mit Sublimat usw. hält, dann umdreht, vorsichtig untertaucht und auf den Boden des Schälchens legt. Hat die Fixierungsflüssigkeit lange genug eingewirkt, so kann der Objektträger wie ein mit Schnitten beklebter weiter behandelt werden. Es ist dabei natürlich zu berücksichtigen, daß man die Stütze des Deckglases sehr dünn nehmen muß, wenn man stärkste Immersionen verwerten will. Vielfach besorgen allerdings zahlreichere Trümmer des mütterlichen Organismus den Schutz der Embryonen vor dem Druck des Deckglases in einer allen Anforderungen entsprechenden Weise.

Die Hauptschwierigkeit, die *Pseudalius minor* im Gegensatz zu *Cucullanus* bietet, ist die weit geringere Differenzierung der Kerne und Zellen für die einzelnen Organe. Dieselbe ist besonders an Totalpräparaten recht erheblich. Erst dem mit dem Objekt bekannteren Auge gelingt es, die Unterschiede leichter zu erkennen, so daß sich ein Bild der Gesammtanordnung der einzelnen Kernarten gewinnen läßt. Wenn sich nun auch das, was ich sah, natürlich zeichnen und meine Anschauung über diese Vorgänge sich an solchen Bildern demonstrieren ließ, so fürchtete ich doch, daß denselben beweisende Kraft fehlen würde. Ich war daher sehr erfreut, daß die einschlägigen Verhältnisse auf gut orientierten Schnittserien recht deutlich hervortraten, so daß ich wohl hoffen darf, durch die Verwertung beider Arten von Darstellung Überzeugendes zu bieten.

Auf eine zweite Schwierigkeit stieß ich bei dem Versuch, in den Präparaten die Zellgrenzen deutlich zur Anschauung zu bringen. Schon durch die geringere Aufblähung der ectodermalen Zellen fehlt das charakteristische Relief, das die *Cucullanus*-Embryonen, besonders in jungen Stadien, auszeichnet und ihr Studium wesentlich erleichtert.

Es ist mir weder mit Alaunkarmin noch mit Hämalaun gelungen, die Zellgrenzen deutlich zu machen. Präparate mit Chlorgold mißglückten, Präparate nach Heidenhain gaben keine für unsern Zweck brauchbaren Resultate, ebensowenig Osmiumsäure in verschiedenen Mischungen. Immerhin ließ die Alaunkarminfärbung einiges über die Zellgrenzen erkennen. Auch ein mit Osmiumessigsäure fixiertes und mit Alaunkarmin nachbehandeltes Präparat erwies sich als brauchbar

Zur Schnittfärbung verwendete ich Alaunkarmin, Hämalaun und Chlorgold. So schöne Resultate, wie mir letztere Methode in bezug auf manche histiologische Einzelheiten bei Schnitten durch erwachsene Nematoden ergeben hat, so wenig bin ich mit ihren Leistungen bei Embryonen zufrieden, besonders die hier häufiger als sonst auftretenden Niederschläge stören ein klares Erkennen der Kerne. Die besten Schnitte waren die mit Hämalaun gefärbten. Nach ihnen sind alle Schnittbilder gezeichnet. Sie gaben eine sehr präzise Kernfärbung. Bei der sehr geringen Mitfärbung des Plasma waren die Zellgrenzen allerdings nur angedeutet, in denjenigen Teilen, wo die einzelnen histiologischen Elemente sich dichter drängten, oft überhaupt nicht kenntlich. Ich hoffe jedoch, daß der Leser den Verlust, der dadurch bedingt ist, nicht allzuhoch anschlagen wird, wenn auch hauptsächlich deswegen Stomatodäum und Enddarm aus der Besprechung ausfallen müssen. Doch nun genug der Vorbereitungen.

Vorgeschichte.

Was ich von den ersten Entwicklungsstadien unsres Objektes beobachtet habe, entspricht durchaus dem, was über andre Nematoden bekannt geworden ist. Eine Blastulahöhle habe ich allerdings weder auf Totalpräparaten noch auf Schnitten wahrgenommen. Die Gesamtform junger, etwa 32 zelliger Embryonen erscheint stark dorsoventral abgeflacht. Nachdem die ersten Entwicklungsvorgänge bis zur Bildung von 16 Blastomeren verlaufen sind, ohne daß sich eine Abweichung von entsprechenden Stadien andrer Nematoden gezeigt hätte, tritt diese Abflachung auf. Dieselbe ist zwar hochgradiger als bei *Ascaris*, wohl infolge des Fehlens einer Furchungshöhle, erreicht aber nie den hohen Grad, wie bei *Cucullanus*. Vor allen Dingen tendiert sie nicht zur Bildung einer echten Placula. Zwar habe ich auf optischen Sagittalschnitten und an auf dem Rücken oder Bauch liegenden Objekten mit etwa 30 Zellen den Eindruck gewonnen, daß sie eine nur zweischichtige Zellplatte darstellen. Aber das liegt eben nur in dem Fehlen der Furchungshöhle, wie der Vergleich mit Boveris Figur gleichaltriger Stadien zeigt. Etwas ältere Embryonen (um 50 Zellen) scheinen aber bereits, vom Rücken betrachtet, aus drei übereinander liegenden Schichten zu bestehen. Ebenso scheinen die *MSt*-Zellen nicht später eingesenkt zu werden, als bei *Ascaris*, wenigstens wenn man aus der Gesamtzahl der im Inneren liegenden Zellen Schlüsse ziehen darf. Doch erscheinen auch diese Stadien infolge des Fehlens jeglicher Höhle

wesentlich flacher. Bald jedoch reichten auch drei Schichten nicht mehr aus, um alle vorkommenden Kerne unterzubringen, ja an einigen Stellen finden wir endlich fünf Kerne übereinander, wenn wir langsam den Embryo, vom Rücken nach dem Bauch absteigend, durchmustern, und das auf Stadien, auf denen sich noch reichlich Zellteilungen finden, auf denen also der *Cucullanus*-Embryo noch völlig zweischichtig ist.

Auf manchen derartigen Stadien erkennen wir auf der einen Seite Schichten größerer Zellen; besonders eine, die zu oberst gelegene, zeichnet sich durch den Umfang ihrer Elemente aus, während die gegenüberliegende aus zahlreichen kleineren Zellen zusammengesetzt ist. Einen Querschnitt durch ein solches Stadium zeigt Fig. 42, das Ausgangsbild unsrer Betrachtung. Wir sehen hier genau wie bei *Cucullanus* die etwa in der Mitte des Durchschnitts gelegene, noch nicht rein zweizeilige Mitteldarmanlage mit den unter ihr gelegenen beiden Propagationszellen (*GA*) ventral und seitlich von einer Rinne von Zellen umfaßt, die sich im Querschnitt etwa hufeisenförmig ausnimmt. Dies hat ja bereits List 1893 bei *Pseudalius inflexus* erkannt und abgebildet, wenn er auch den Schnitt verkehrt herum orientiert. Um Mitteldarmanlage und Halbrinne legt sich dann noch ein äußerer vollständiger Zellmantel. Wenden wir hierauf die bei *Cucullanus* gewonnenen Begriffe an, so finden wir auf dem Rücken unter den fünf obersten Zellreihen in der mittleren die Dorsalreihe (*D*), in den rechts und links anschließenden die Lateralreihe (*L*), in den dann folgenden die Ventralreihen (*G*) wieder.

Das vorliegende Stadium würde etwa der Fig. 30 in meiner Arbeit von 1903 entsprechen und dem Totalpräparat Fig. 27[1]. Es geht dies vor allem aus der Stellung der Kerne der beiden Dorsalreihen hervor, die hier noch nebeneinander bestehen. Beider Nuclei liegen nämlich nicht nur auf diesem Schnitt, sondern auch auf den benachbarten in der Medianlinie dicht neben- oder bereits hintereinander. Es findet hierin das Überwandern der Kerne seinen Ausdruck, das für *Cucullanus* in Fig. 27 dargestellt ist und, wie wir sahen, zur Verschmelzung beider Reihen führt. Was aber beide Bilder völlig unterscheidet, ist die große Zahl der Kernteilungsfiguren, die uns zeigt, daß die bei *Cucullanus* so streng zeitlich getrennten Prozesse der Furchung und der Bewegung des durch sie gebildeten Materials an den Ort seiner späteren Bestimmung hier ineinander greifen. Die Zellver-

[1] Im folgenden werde ich die Figuren meiner Arbeit von 1906 ohne weiteres mit der laufenden Nummer zitieren.

lagerung beginnt der Furchung gegenüber bereits viel früher und wird noch viel länger von ihr begleitet.

Verfolgen wir nun das Schicksal der einzelnen Zellgruppen weiter.

Genitalanlage.

Die Geschlechtsanlage besteht hier, wie bei *Cucullanus*, nur aus zwei Zellen, die sich aber im Gegensatz zu dem dort Konstatierten deutlich von den übrigen Zellen des Embryo unterscheiden. Ihre Kerne sind schon jetzt die größten des ganzen Embryo, und ihr Chromatin ist spärlicher. Es ist in kleinen Brocken angeordnet, die sich fast alle an die Kernmembran anlagern. So treten diese Kerne auf jedem Schnitt, der durch ihre Gegend geht, als große helle Nuclei so deutlich hervor, daß sie kaum zu übersehen sind. Es ist das betreffend die Orientierung eine sehr erwünschte Tatsache. Beide Kerne liegen meist nicht genau symmetrisch, sondern es liegt der eine meist etwas weiter vorn, besonders auf jüngeren Stadien, als der andre, so daß sie auch auf Sagittalschnitten nebeneinander zu liegen scheinen, vgl. Fig. 40 von einem nur wenig älteren Stadium. Diese Lage behalten die beiden Zellen bei, vgl. die Querschnitte Fig. 44, 46, 47 *a*, 49 *b* von successive älteren Stadien, und den Sagittalschnitt Fig. 37.

Die Vierzelligkeit der Gruppe habe ich nicht beobachtet. Bis zum Beginn des Stadium 3[1] schien sie mir nur aus den beiden bekannten Elementen gebildet, die späteren Stadien habe ich auf Totalpräparaten nicht studiert, doch habe ich aus den Schnittserien den Eindruck gewonnen, daß sich der Aufbau der Genitalanlage während der Embryonalperiode nicht verändern dürfte.

Mitteldarm.

Wie bei *Cucullanus* charakterisiert sich die Anlage des Mitteldarmes bei *Pseudalius* immer durch große, etwas hellere Zellen. Dagegen finden wir von seiten der Kerne nichts, was ein rasches Erkennen ermöglicht. Dieselben sind klein in früher Jugend, kleiner als die meisten der nächsten Umgebung, die noch vor der letzten Furchung stehen (Fig. 42) und erst nach dieser auf etwa gleiches Volum zurückgehen (Fig. 45). Immerhin zeichnen sich die Entodermkerne meist dadurch aus, daß ihr Chromatin feiner und mehr durch den ganzen Kern verteilt ist, als in den meisten übrigen Nuclei. (Es tritt das nicht auf allen Figuren mit gleicher Deutlichkeit hervor.)

[1] Vgl. im I. Teil S. 743 Anm.

Das Zellmaterial, anfangs nicht überall deutlich zweireihig, gewinnt diese Anordnung etwa auf dem Stadium unsrer Fig. 44 und behält sie dann dauernd bei. Beide Seiten liegen symmetrisch zueinander, rechts und links, wenn auch ihre einzelnen Elemente nicht symmetrisch gestellt sind. Es entspricht also auch hier das Verhalten völlig dem bei *Cucullanus*. Auch in der alternierenden Stellung der Kerne und Zellen spricht sich diese Übereinstimmung aus, man kann hier demgemäß auf der einen Seite wieder den ersten, auf der andern den letzten Kern sehen, während die Zellen sich etwa symmetrisch gegen Vorder- und Enddarm absetzen, so daß von einer ersten oder letzten Zelle nicht wohl die Rede sein kann. Diese Anordnung erhellt, außer aus den Querschnitten, besonders deutlich aus den Frontalschnitten (Fig. 38 u. 39), von denen ersterer einem Stadium gleich dem Sagittalschnitt Fig. 40, letzterer einem wohl etwas älteren Stadium als das Totalpräparat der Fig. 35 entspricht. Letzterer zeigt auch deutlich die Zahl der Blastomeren, gleich 16. Diese Zahl ist hier, wie bei *Cucullanus*, typisch. Sie ist leicht auch auf viel jüngeren Stadien festzustellen, sei es durch Beobachtung am Totalpräparat, sei es im Verfolge der Querschnittserie. Endlich treffen wir ja auch dementsprechend im Sagittalschnitt jederseits die Reihe der acht Mitteldarmkerne, vgl. Fig. 37 u. 40.

Wie nun aus den Frontalschnitten deutlich erhellt, daß der Breite nach zwei Reihen solcher Kerne nebeneinander liegen, so aus den Sagittalschnitten, daß sich der Höhe nach nur eine Schicht derselben findet. Aus dem oben Gesagten ist schon erklärlich, daß die Mitteldarmanlage über sich auf jungen Stadien nur eine Schicht Zellen erkennen läßt, vgl. Querschnitte Fig. 42, 43, 44. Es tritt das besonders auf dem Sagittalschnitt Fig. 40 hervor, der an der Stelle, wo er am meisten medial getroffen ist, nur eine Reihe hier kernloser Zellen über dem Mitteldarm aufweist. Während aber, wie der Schnitt Fig. 38 zeigt, auf solchem Stadium seitwärts vom Entoderm sich zwischen dies und die äußere Körperbedeckung noch eine andre Zellschicht lagert, fehlt diese auf älteren Stadien an dieser Stelle (vgl. Fig. 39). Dort stellen sich dann in der Seitenregion die großen Zellen der Leibeswand als direkte Nachbarn des Mitteldarmes dar. Auch Fig. 41 zeigt das (während die ausgeführten Kerne das Oberflächenbild geben, veranschaulichen die punktierten Linien die Zellen des Mitteldarmes in ihrem Verhalten zueinander und zur Leibeswand). Wie diese Veränderung in der Umgebung zustande kommt, davon später. Es sei hier nur die Tatsache konstatiert, die völlig mit der bei *Cucullanus*

festgestellten übereinstimmt. Vgl. Fig. 38, 41, 39 mit Fig. 3, 27 *m*, 10 *c* usw.

Endlich muß noch eine Erscheinung erwähnt werden. Während im Anfang die Zellen der Mitteldarmanlage, wie Quer- und Längsschnitte zeigen, völlig den ihnen zu Gebote stehenden Raum ausfüllen, so daß sie überall sich den benachbarten Gewebselementen eng anschließen, tritt zwischen ihnen und der Umgebung später ein Spalt auf (Fig. 39 und Fig. 48 u. 49). Da bereits in Fig. 47 die Umlagerungsvorgänge in der Körperwand (s. weiter unten) beendet sind, ohne daß ich bereits eine Lösung des Darmes von ihr bemerkt hätte, so wird nicht sowohl die aus der Umlagerung ihrer Elemente entspringende Verdünnung der Leibeswand, als vielmehr ein später auftretendes rascheres Dünnerwerden der Darmanlage selbst die Ursache sein. So sahen wir ja auch die gleichen Verhältnisse bei *Cucullanus* an. Eine Wiederanlagerung der Darmzellen an die Leibeswand habe ich hier jedoch nicht wahrnehmen können. Ließen doch erst die ältesten Embryonen, von denen hier weder ein Schnitt- noch ein Totalpräparat wiedergegeben ist, gerade eben auf Gesamtbildern ein spaltförmiges Lumen erkennen. Im übrigen bleibt die Struktur der Zellen und ihrer Kerne dieselbe, die Zellleiber strecken sich nur mehr in die Länge und werden weniger hoch und breit. Letzteres zeigen besonders die Quer-, ersteres die Längsschnitte. Daß dabei, wie bei *Cucullanus*, die einzelnen Zellen zuletzt eine recht beträchtliche Längenausdehnung erreichen, braucht wohl nicht erst bemerkt zu werden.

Freie junge Larven habe ich hier nicht, wie bei *Cucullanus*, einer genaueren Prüfung unterzogen, doch sehe ich auch hier keinen Grund zu bezweifeln, daß die ursprüngliche Darmanlage, deren Entwicklung wir soeben verfolgt haben, in die definitive übergeht, zumal ich nicht wüßte, welche Elemente sie ersetzen sollten, da, wie demnächst gezeigt werden soll, die umgebenden Zellen schon weit vor dem letztgezeichneten Stadium ihre definitive Verwendung gefunden und einen gewissen Grad entsprechender histiologischer Differenzierung erreicht haben.

Stomatodäum und Proctodäum.

Über den Vorderdarm unsres Objektes weiß ich nur herzlich wenig zu sagen. Woher er sein Material nimmt, ist mir völlig unklar geblieben. Schon auf viel jüngeren Stadien, als das jüngste von mir dargestellte, findet sich im Vorderende eine große Menge

Zellen, und noch auf Stadien, wie sie Fig. 38 u. 40 zeigen, kann ich von den einzelnen Zellen nicht genau sagen, ob sie zum Stomatodäum gehören oder nicht, wenn sich auch der Umfang der Anlage ganz gut ungefähr abgrenzen läßt. Natürlich war es mir dann erst recht nicht möglich, ein System in diesen Zellmengen zu erkennen. Es mag dies vielleicht an der Ungunst der Objekte liegen, vornehmlich aber daran, daß ich in der Hoffnung auf ein günstigeres Objekt und durch eine andre unten zu berührende Erwägung geleitet, mich bei *Pseudalius minor* nicht näher mit dem Studium dieser schwierigen Verhältnisse zu befassen gedachte. So habe ich mich darauf beschränkt, festzustellen, daß auf Stadien, wo der Embryo dreimal gebogen ist, der Querschnitt bereits deutlich den triangulären Grundtypus erkennen läßt (vgl. Fig. 49 *a*). Derselbe läßt sich schon im zweischenkeligen Stadium nachweisen, wenn der Oesophagus genau quer getroffen ist (vgl. Fig. 47 *b*). Man versteht ja leicht, daß bei der Dichtigkeit der Kernanordnung, durch die sich die einzelnen Gruppen fast ineinander schieben, eine geringe Abweichung von der Richtung genügen muß, den Schnitt völlig unverständlich zu machen. Immerhin tritt die Gesamtform des Organs auf dem Sagittalschnitt Fig. 37 recht deutlich hervor.

Genau so kärglich ist es mit meiner Wissenschaft vom Proctodäum bestellt. Hier kann ich eigentlich nur sagen, daß sich hinter den letzten großen Mitteldarmzellen ein Haufen kleiner Elemente anschließt, der diese Gegend recht undurchsichtig macht. Besonders ist diese Masse auch hier ventral ausgeprägt, wo sie sich als eine Verdickung des auch bei *Pseudalius minor* vorhandenen kleinzelligen ventralen Mittelstreifens darstellt. In Fig. 37 sehen wir eine Doppelreihe von Kernen schräg von den letzten Mitteldarm-Blastomeren an die Ventralseite führen. Diese möchte ich jedoch in Rücksicht auf den komplizierten Bau des Enddarmes bei der *Cucullanus*-Larve nicht ohne weiteres für denselben erklären, da auch durch Zufall ganz gut Kerne, die den verschiedensten Zwecken zu dienen bestimmt sind, sich auf einem Schnitte als zwei Reihen darstellen könnten. Auch die übrigen Zellgruppen des Hinterendes habe ich beim vorliegenden Objekt nicht wieder aufgesucht.

Über den gesamten Darmtractus sei noch folgendes bemerkt. Der Vorderdarm nimmt bei unserm Objekt von der ganzen Länge des Kanals eine beträchtlich größere Strecke ein als bei *Cucullanus*. Es tritt dies bei Fig. 3 im Vergleich mit Fig. 40 noch wenig hervor.

Schon etwas deutlicher läßt es Fig. 10 in 37 erkennen, und je ältere Embryonen ich vorzeigen würde, um so mehr würde dies Verhältnis hervortreten. In erwachsenen Embryonen durchzieht der Vorderdarm etwa die Hälfte des ganzen Tieres, während er bei *Cucullanus* nur etwa in dem vorderen Drittel getroffen wird (vgl. Fig. 50 *a* u. *b*). Wie wir bereits gesehen haben, ist an diesem Verhältnis zwischen Mittel- und Vorderdarm nicht eine Verringerung der Zellenzahl des ersteren Schuld. Dieselbe beträgt hier, wie dort, 16. So scheint es mir auch nicht wahrscheinlich, daß dem Stomatodäum hier eine beträchtlich größere Zahl Zellen zukommt. Zwar wird man bei einem so kompliziert gebauten Organ immerhin damit rechnen müssen, daß die Zellenzahl eine verschiedene ist bei zwei doch ziemlich weit im System auseinander stehenden Arten, wenn auch dies Verhalten noch keineswegs erwiesen ist. Mir scheint jedoch die langgestreckte Form der ersten Schlundzellkerne, die wir bereits im Stadium II erkennen und die später noch deutlicher wird, gegenüber ihrer fast kugeligen Form bei *Cucullanus elegans* dafür zu sprechen, daß mehr einer Streckung aller Bausteine als einer Vermehrung derselben die größere Längenausdehnung des Organs zuzuschreiben ist.

Dies möge bei vorliegender Form über den Darmkanal genügen.

Ectoderm und Mesoderm.

Wir gehen jetzt an unsre Hauptaufgabe, an die Betrachtung der Schicksale, welche die den Darmkanal umgebende Zellmasse betreffen. Schon die Fig. 42 zeigt uns, daß sich einige dorsale Zellen von den übrigen Elementen der äußersten Schicht differenziert haben. In erster Linie sind sie größer als die ventralwärts sich anschließenden. Ihre Kerne sind zwar im allgemeinen gleich groß, höchstens etwas kleiner und heller als die andern; ihr Chromatin ist feiner verteilt als in andern Kernen, wenn auch nicht so fein wie im Mitteldarm, dessen Kerne sie ein weniges an Größe übertreffen, während sie an Tingierbarkeit etwas hinter ihnen zurückstehen. Wie man sich durch Verfolgen der Serie überzeugen kann, bilden diese Zellen auf dem Rücken des Embryo Längsreihen (anfangs sechs, später fünf; siehe weiter unten). Die Zellen dieser Reihen sind ferner dadurch ausgezeichnet, daß sie die sich gerade vollziehende Teilung nicht mitmachen. Da so das Volum ihrer Kerne nicht nur nicht vermindert wird, sondern eher zunimmt, sind sie nach dieser Zeit nächst den Geschlechtskernen die größten Nuclei des Embryo. Nucleolen

zeigen sie ebensowenig wie irgend ein andrer Kern des *Pseudalius*-Embryo dieser Stadien.

Unter Beibehalt ihrer übrigen histiologischen Charakteristika nehmen nun diese Zellen dauernd an Volum zu. Das betrifft fast ausschließlich die tangentiale Ausdehnung und die in der Länge. So werden, wenigstens im mittleren, entodermhaltigen Teile des Körpers die übrigen Zellen von den Blastomeren dieser Reihen ventralwärts immer mehr zusammengedrängt, wie dies die Querschnitte Fig. 42, 43, 44 zeigen. Endlich gelangen die ursprünglich seitlichsten Reihen der großen Zellen in der ventralen Medianlinie zur Berührung. Sie haben dann sämtliche andern Zellen, die ursprünglich an der äußeren Bedeckung des Embryo teilnahmen, in die medioventrale Region verdrängt und dort in die Tiefe geschoben, so daß jetzt fünf Längsreihen großer Zellen die Körperbedeckung des Wurmes bilden. Es soll dies zunächst nur vom mittleren Teile desselben gelten, erst weiter unten werden wir unsre Befunde auch auf Vorder- und Hinterende ausdehnen.

Betrachten wir nun die Anordnung dieser fünf Zellreihen näher, so mag zunächst darauf hingewiesen sein, daß sie sich aus den, wie erwähnt, sechs ursprünglichen genau in der gleichen Weise bilden, wie wir dies oben für *Cucullanus elegans* erwiesen haben, nämlich durch Vereinigung der beiden primären symmetrischen medialen Reihen zu einer einzigen unpaaren. Es geschieht dies genau wie dort, indem die Kerne beider Reihen zunächst nach der Mitte hin zusammenrücken, um dann abwechselnd aneinander vorüber an eine Stelle zu wandern, die der ursprünglichen etwa symmetrisch gelegen ist. Damit werden die Zellen gewissermaßen in die Quere gereckt. Dieselben bilden jetzt zusammen eine Reihe von der doppelten Kernzahl, wie sie die einzelnen vorher aufwiesen. Dies Überwandern zeigt der Schnitt Fig. 42. Auf ihm und den hier nicht dargestellten Nachbarschnitten sehen wir die in Frage kommenden Kerne in der Mitte beieinander, fast in einer Längsreihe. Schon auf der nächsten Figur (43) sind sie wieder auseinander gerückt, es entspricht also Fig. 42 dem Stadium Fig. 1 bei *Cucullanus*.

Die Zellrinne, die ventral und seitlich dem Mitteldarm unmittelbar auflag, bestand in Fig. 42 noch aus großen Elementen, die allerdings bereits in Teilung begriffen waren. Diese Teilung ist auch in den nächsten Stadien noch deutlich an der verschiedenen Größe der Kerne zu erkennen, und wenn wir auch z. B. in Fig. 43 keine einzige Kernteilungsfigur finden, so zeigt doch schon der Nachbarschnitt

deren genug. Diese letzte Furchung des hier besprochenen Materials können wir bis in Fig. 45 verfolgen, nachher finde ich im Embryo keine karyokinetischen Bilder mehr.

Während dieser Vermehrung sind nun die seitlichen aufgekrümmten Ränder der Rinne immer mehr nach oben gerückt und beginnen auf die Dorsalseite des Mitteldarmes zu steigen. Bei dem oben beschriebenen Seitwärtsrücken der Kerne in der Dorsalreihe müssen dieselben natürlich über die obersten kleinkernigen Zellen hinüberrücken. Schon in Fig. 43 sehen wir sie halb auf dieselben geschoben, und in Fig. 44 liegen sie ihnen völlig auf. Es entsteht so eine kurze Zeit ein Zustand, auf dem dorsal gerade über dem Entoderm kein einziger Zellkern getroffen wird (vgl. Fig. 40), während seitlich und dorsolateral über der inneren kleinkernigen Schicht noch eine äußere großkernige lagert. Bezüglich der Mittelrückengegend wird der Zustand insofern bald verändert, als sich die dorsalen Ränder der kleinzelligen Rinne immer mehr einander nähern, während die großen Kerne ihre Bewegung ebenfalls fortsetzen. So liegen die Kerne der Dorsalreihe in Fig. 45 schon seitlich von den höchsten kleinen Elementen. Es tritt nun jedoch noch ein Prozeß hinzu, den wir auch bei *Cucullanus* kennen lernten, der Zerfall der Rinne. Zwei Reihen, die höchstgelegenen der kleinen Kerne, lösen ihren Zusammenhang mit den ventralen und ventrolateralen Verwandten und setzen gesondert den Weg aufwärts und einander entgegen fort. So tritt denn in der Lateralregion, gerade da, wo die großen Kerne immer mehr hindrängen, zunächst eine kernlose Lücke auf. Das sehen wir bereits in Fig. 46, hier liegen auch schon die Kerne der Dorsalreihen auf den unteren Kernen der dorsalen Bänder, und in Fig. 47 endlich sind sie völlig an ihnen vorbei in die Seitenregion gelangt, wo jetzt kaum noch ein Zusammenhang der dorsalen Bänder mit dem ventralen Boden der Rinne zu konstatieren ist. Zugleich bemerken wir, daß nicht nur die beiden Dorsalbänder einander näher gekommen, sondern auch in jedem derselben die Kerne der einzelnen Reihen enger aneinander gerückt sind und eine Tendenz zeigen, sich der Körperoberfläche zu nähern. Die Auflösung auch des Bodens der Rinne ist hier nicht so deutlich zu sehen, wie bei *Cucullanus*, die Gründe dafür werden wir weiter unten sehen. Das hier Besprochene erklärt nun auch den Unterschied zwischen den Sagittalschnitten Fig. 40 u. 37. Es zeigt auch, wo das Zellmaterial geblieben ist, das auf dem Frontalschnitt Fig. 38 deutlich zwischen Mitteldarm und der äußeren Zellschicht eingeschoben ist, in Fig. 39 in derselben Region vermißt

wird, so daß hier die großkernigen Elemente direkte Nachbarn der Mitteldarmanlage geworden sind. Somit ist auch das Erscheinen der kleinzelligen Elemente in Fig. 35 in der Dorsalgegend erklärt, und wir können jetzt nacheinander in beiden Gruppen die nähere Anordnung der Elemente prüfen.

Wie schon erwähnt, ist die allgemeine Anordnung genau dieselbe wie bei *Cucullanus elegans*. Ein Blick auf Fig. 35 *a* (vgl. von *Cucullanus* die rot eingetragenen Kerne der Fig. 8) zeigt dies. Wir sehen hier deutlich die Kerne der drei Reihen in alternierender Stellung, auch hier sind die Kerne der Ventral- und Lateralreihen beider Seiten symmetrisch, wie der Vergleich mit Fig. 35 *b* zeigt, dagegen müssen natürlich die Kerne der Dorsalreihe unsymmetrisch liegen, wie aus ihrer Entstehungsgeschichte folgt. Da diese Nuclei in Fig. 35 *a* ziemlich genau auf den Lücken in der Lateralreihe stehen, werden wir sie in Fig. 35 *b* in der Nähe von deren Kernen zu treffen erwarten. Darin irren wir uns ja auch nicht, wie Figura zeigt. Es würden also auch hier die großen Zellen, flächenhaft ausgebreitet, demselben Schema entsprechen wie die von *Cucullanus*, vgl. Teil I, Textfig. *c*, S. 738. Leider sind die Zellgrenzen gerade zwischen den Dorsalzellen in meinen Präparaten recht undeutlich, und so treten, nur an den Kernen konstatiert, die doch nicht immer gerade in der Mitte der lateralen Zellgrenze zu liegen brauchen, diese Erscheinungen weit weniger deutlich hervor. Immerhin glaube ich wahrgenommen zu haben, daß die Zellgrenzen insofern anders verlaufen, denn bei *Cucullanus elegans*, als die Mittelreihe gewissermaßen von den einander entgegendrängenden Dorsal- und Ventralzellen aufgelöst wird, so daß die letzteren in eine breite Berührung miteinander gelangen, während bei *Cucullanus* ihnen dies nie gelingt, vielmehr dauernd die vordere Lateralzelle ihren Connex mit der hinteren aufrecht erhält. Da wir jedoch nicht nur diese allgemeinen Stellungsgesetze bei *Cucullanus* vorgefunden hatten, sondern für jede einzelne Zelle sich ein bestimmter typischer Platz feststellen ließ, so habe ich mich nach diesen Verhältnissen natürlich auch bei *Pseudalius minor* umgesehen. Leider aber war die dunkle Lateralzelle l_0 nicht aufzufinden, und da das Schwanzende und das Kopfende der Beobachtung durch ihren größeren Kernreichtum und die damit verbundene geringere Durchsichtigkeit größere Schwierigkeiten boten, suchte ich nach unserm kleinen Kern *b*. Während nun sonst auch hier in der Seitenregion nur große Zellen liegen, fiel mir alsbald ein kleiner Kern auf, der dicht hinter dem

dunklen Vorderende zwischen zwei Lateralzellen liegt. Von ihm aus begann ich nun nach vor- und nach rückwärts zu zählen. Vor ihm konnte ich zunächst an dem auf der Seite liegenden Objekt nur einen Lateralkern sehen, dann beginnt das dunkle Vorderende, weitere Beobachtungen des Details der Seitengegend verhindernd. Dagegen läßt ein vom Rücken betrachteter Embryo ganz leicht an der Seite des Kopfes noch weitere vier große Kerne bemerken, die in ihrem Bau genau mit den übrigen großen Kernen übereinstimmen (Fig. 36). Es liegen also im ganzen fünf Lateralkerne vor dem kleinen Nucleus b. Gehen wir zurück, so finden wir hinter ihm bis zum Beginn des Schwanzendes weitere fünf Kerne in der Seitenreihe. Bezeichnen wir den letzten derselben mit l_1, so liegt der kleine Kern b zwischen l_5 und l_6, und der vorderste Kern der Reihe ist l_{10}. Nennen wir nun den hinter l_1 gelegenen ventralen Kern g_1, so finden wir über g_6 den Kern b, vor g_6 noch einen Nucleus g_7. Weitere Ventralkerne konnte ich in der sagittalen so wenig als in der dorsalen Ansicht in der Seitenregion erkennen. Dagegen findet sich eine Strecke vor g_7, medioventral jederseits gegen die Mundöffnung verlaufend, noch eine Reihe von drei großen Kernen, g_8—g_{10}. Ganz ähnlich liegt es in der Dorsalreihe: Bezeichnen wir den vor λ_1 gelegenen Kern als d_2 usw., so liegt d_{10} über dem kleinen Kern β und d_{12} vor λ_6 und über γ_7. Es ist das der letzte d-Kern links, der in dieser Gegend sich wahrnehmen ließ, sowohl an Embryonen, die auf der Seite lagen, als auch an solchen, die ich vom Rücken her betrachten konnte. Dagegen zeigten erstere mediodorsal noch eine Reihe von sieben ihrer Größe und Struktur nach dieser Kernart zugehöriger Nuclei. Rechts liegen natürlich die Verhältnisse in der Lateral- und Ventralreihe genau ebenso: bezeichne ich die alternierend vor den linken Dorsalkernen gelegenen Nuclei dieser Reihe rechts von vorn nach hinten mit d_{13}, d_{11}, d_9 usw., so finde ich über l_1 d_1.

In dieser Gegend stimmt also alles mit dem Verhalten bei *Cucullanus* genau überein. Im Hinterende ist mir leider eine genaue Analyse der einschlägigen Verhältnisse nicht geglückt. Hier finde ich zwar noch in Verlängerung der Gastralreihe einen paarigen Kern g_0, so daß in dieser Reihe die Verhältnisse genau denen bei *Cucullanus* entsprechen würden. Auch die Schwanzzellen glaube ich in Zahl von vier wiedererkannt zu haben. Im übrigen glaubte ich in einigen Präparaten vier, in andern sechs weitere Kerne als ectodermal ansprechen zu dürfen, doch waren dieselben auch im letzteren Falle nicht gut auf die Nuclei d_0, d_{-1}, l_0, l_{-1}, λ_0, λ_{-1} von *Cucullanus* zu

beziehen. Da in der Enddarmgegend noch eine Reihe Kerne zwischen der Größe der Ectoderm- und Muskelkerne steht, ist dort die Analyse schwierig und unsicher, und ich ziehe es vor mich eines bestimmten Urteils über die Kerne dieser Gegend zu enthalten.

Werfen wir noch einen Blick auf die Querschnitte. Da Kernteilungen nicht mehr statthaben, rücken die Nuclei der älteren Embryonen der Länge nach immer mehr auseinander, d. h. die Schnitte werden kernärmer. So zeigen z. B. Fig. 44—46 noch je eine ganze Gruppe, jederseits einen *l*- und *g*-Kern mit den zugehörigen *d*-Kernen, während dies in Fig. 47—49 nicht mehr der Fall ist. Naturgemäß macht daher auch auf Schnitten durch jüngere Stadien eine geringe Abweichung in der Richtung mehr aus. So z. B. Fig. 45, wo der Schnitt rechts etwas mehr vorn als links getroffen. Die *g*-Kerne entsprechen einander, während jedoch der linke Lateralkern ganz oben im Schnitt liegt, liegt der rechte ganz hinten. Dementsprechend finden wir auch zwei *d*-Kerne auf gleicher Höhe. Auch Schnitt 48 ist etwas schief getroffen; unten links wird schon der Lateralkern sichtbar, zugleich sind zwei Dorsalkerne etwa auf gleicher Höhe getroffen. Übrigens ist wohl das häufige Vorkommen des letzteren Verhältnisses nicht allein durch die schiefe Richtung der Schnittführung bedingt, vielmehr scheint mir auch sonst eine Tendenz dahin zu gehen, daß der Dorsalkern, der eigentlich gerade über dem Lateralkern liegen sollte, möglichst weit in das Interstitium rückt, so daß er dem nächst höheren geradzahligen mehr gegenübertritt, sehen wir doch die Erscheinung auch bei dem genau quer getroffenen Schnitt Fig. 49, der zwei *d*- und zwei *g*-Kerne enthält, während der Nachbarschnitt nur zwei *l*-Kerne aufweist. Es ist dies auch leicht zu verstehen, da bei der immer zunehmenden Schmalheit der Seitenfelder naturgemäß es schwierig wäre, wenn zwei Kerne von der Größe dieser Nuclei in benachbarten Reihen aneinander liegen sollten.

Daß wir in den drei Reihen großer Kerne, die wir in der Lateralregion bis auf das Stadium des Schnittes Fig. 49 verfolgen konnten, die Seitenfelder vor uns haben, wird wohl niemand bezweifeln, wenn auch der Beweis nicht mit derselben Ausführlichkeit erbracht ist, wie bei *Cucullanus*. An Totalpräparaten haben wir ja diesen Vorgang leider nicht weit verfolgen können. Es werden nachher die Schwierigkeiten zu groß. Das liegt einmal in der Krümmung der älteren Würmer, die nicht in einer Ebene geschieht, dann auch darin, daß sie dem Beschauer meist nicht ein Seitenfeld oder eine Rückenlinie zuwenden, sondern meist eine subventrale oder subdorsale

Gegend. Dieses Hindernis ließe sich wohl überwinden, zumal die Ventralgegend durch die Genitalzellen leicht kenntlich ist. Aber die große histiologische Ähnlichkeit zwischen den Kernen der verschiedenen Gewebe erschwert ihre Unterscheidung sehr auf einem Stadium, wo alle Kerne der Leibeswand radiär abgeplattet sind, so daß wir in der Mitte des Objektes stets große, an den Rändern langgestreckte Kerne zu sehen glauben, deren Volumverhältnis natürlich kaum festzustellen ist. Da mir, wie gesagt, auch keine deutlichen Zellgrenzen dies Dunkel klären halfen, so muß ich mich auf die kurze Mitteilung beschränken, daß ich niemals eine Zellvermehrung auf diesen Stadien nachweisen konnte. Es ist daher kaum zu bezweifeln, daß die drei Zellreihen unverändert in die Seitenlinien der jungen Larven übergehen. Auf Schnitten konnten wir diesen Prozeß noch bis zu Stadien verfolgen, in denen der Embryo so lang ist, daß er sich vierfach zusammenlegen muß. Die Streckung schreitet jedoch noch beträchtlich weiter fort.

Es sei hier noch rasch einer Zelle Erwähnung getan, deren inniger Zusammenhang mit den Seitenfeldern bei *Cucullanus* ihre eigne und letzterer Bedeutung zu erklären wohl geeignet ist, die Excretionszelle. Ich habe dieselbe auch bei *Pseudalius minor* wiedergefunden, d. h. ich habe auch hier in der Gegend kurz vor dem Ende des Kopfteiles eine große unpaare, medioventrale Zelle mit großem Kern gefunden. In Fig. 47 *b* ist sie deutlich abgebildet. Aber einen Zusammenhang mit den Seitenfeldern konnte ich nicht erkennen. Es wäre natürlich denkbar, daß die Äste, die sie an die Seitenfelder abgibt, nicht quer, sondern sehr schräg verlaufen und daher der Beobachtung entgingen in einer Körpergegend, die so wie so der Beobachtung Schwierigkeit macht. Die Zelle selbst zeigt ein ziemlich homogenes[1], wenig granuliertes Protoplasma, das überall scharf begrenzt ist. Ihr heller Kern gehört zu den größten des gesamten Tieres. Dabei zeigt er die feinste Verteilung des Chromatins und übertrifft in dieser Hinsicht noch die Kerne des Mitteldarmes. Das Chromatin ist ziemlich diffus durch den Kernraum ausgebreitet und zeigt nicht jene Anreicherung in der Gegend der Membran, wie wir sie bei sonst fast allen Kernen, besonders denen der Keimzellen, fanden. Die Kernmembran selbst ist nur schwach wahrnehmbar.

Wenden wir uns nun dem kleinkernigen Material zu, dessen Auflösung in mehrere Bänder wir oben beschrieben haben. Die beiden dorsalen Streifen rücken immer näher zusammen, und ihre Kerne

drängen mehr gegen die Oberfläche. Wann die Zellen diese erreicht haben, konnte ich bei der schlechten Färbung nicht ermitteln. Da ich sie aber, wie bei *Cucullanus*, für die Muskelbänder halte, so muß ich annehmen, daß sie auf dem Stadium der Fig. 36 schon funktionsfähig sind; denn auf diesem Stadium zeigt der Embryo bereits Lageveränderungen, die wohl auf Muskelaktion zu beziehen sein dürften. Während der junge Embryo so wächst, daß das Schwanzende sich ventralwärts umschlägt, wie aus der Lage der Geschlechtszellen nahe der Konkavität ersichtlich ist, findet sich auf diesen Stadien, wie oben bereits erwähnt, selten die Bauch- und Rückenseite manchmal eine der Seitenlinien, meist eine andre Partie des Körpers an der Konkavität. Daß die ursprüngliche Krümmung über die Ventralfläche eine Wachstumsfolge ist, möchte ich aus ihrer absoluten Konstanz bei jüngeren Embryonen schließen. Daß aber dann das Wachstum ohne Hinzukommen spontaner Bewegungen aus dieser konstanten Ausgangsstellung, wie sie sich noch bei allen Objekten findet, die der Fig. 37 entsprechen, auf einem wenig älteren Stadium, vgl. Fig. 36, alle möglichen verschiedenen Stellungen hervorgehen lassen sollte, erscheint mir nicht glaubhaft. Die dorsolateralen und ventrolateralen kleinkernigen Streifen als die Muskelbänder anzusehen, bestimmt mich nur ihre Lage. Diese scheint mir jedoch auch alle Zweifel auszuschließen.

Es sei aber hier noch etwas näher auf die Organisation dieser Streifen eingegangen. Jeder derselben setzt sich wieder aus zwei Längsreihen von Zellen zusammen. Das läßt sich schon an Präparaten früherer Stadien bemerken, tritt aber von Querschnitt Fig. 46 an besonders deutlich hervor und zwar findet sich diese Stellung der Muskelzellen nicht nur auf den hier zufällig gegebenen Schnitten, sondern auch auf den Nachbarn. Ob je zwei hintereinander oder nebeneinander gelegene kleine Kerne Geschwister sind, habe ich nicht festgestellt, obgleich es an den einschlägigen Stadien gewiß nicht schwer gelänge. Wir sehen übrigens in den Fig. 47, 48, daß sich die beiden Kernreihen desselben Bandes später enger zusammenschieben und daß zwei Kerne dicht nebeneinander liegen innerhalb desselben Streifens. Zwischen beiden Streifen bleibt deutlich mediodorsal ein Spatium frei. Alles dies und das Folgende gilt nur für die Dorsalbänder. Das Studium der Ventralbänder habe ich unterlassen, abgeschreckt durch die in dem reichlichen sonstigen kleinkernigen Material gelegene Schwierigkeit, obwohl sich gerade

hier, wie weiter unten erhellen wird, noch interessantere Befunde erwarten ließen.

Es hat sich somit schon aus den Querschnitten eine Anordnung der Muskelzellen in zwei Reihen nebeneinander ergeben und dies wird auch durch die übrigen Präparate bestätigt. So tritt es bei genauerer Betrachtung der Flächenansicht Fig. 41 deutlich hervor, nicht minder aber auf dem Sagittalschnitt Fig. 37. Es bestätigt sich somit hier die meromyare Anordnung der Muskulatur, die wir für *Cucullanus*-Embryonen nur wahrscheinlich machen konnten. (Dieselbe habe ich jedoch auch an jüngeren *Cucullanus*-Embryonen wahrgenommen. Aufmerksam gemacht durch die Verhältnisse bei *Pseudalius*, konnte ich z. B. beim Objekt der Fig. 11 sehen, wie bei oberflächlicher Einstellung erst eine und bei wenig tieferer in demselben Bande eine zweite alternierende Kernreihe sichtbar wurde.)

Bei dem Objekt der Fig. 37 liegen je zwei Kerne einander genähert, und von diesen liegt stets der vordere lateral, der hintere medial. Es ist das hier in der Figur nicht weiter zum Ausdruck gebracht, wohl aber in den Oberflächenbildern Fig. 35*a* u. *b*, wo die gleichzeitig im Gesichtsfelde erscheinenden Kerne in gleicher Art eingetragen sind, die lateralen mit dem histologischen Detail, die medialen nur mit dem Kontur. Es tritt hier sofort insofern noch eine Übereinstimmung hervor, daß nämlich bis zu dem dunklen Vorderende sich jederseits in allen Präparaten fünf Paare finden und hinter ihnen je ein einzelner Kern. Derselbe, in Fig. 35 wie die mediale Reihe gegeben, gehört dieser, streng genommen, nicht an, er steht zwar derselben näher als der lateralen, immerhin aber etwas weiter von der Medianebene entfernt, als die letztere. Nach diesen Beobachtungen zu urteilen, scheint also die Muskulatur, wenigstens im hinteren Abschnitte des Körpers, ebenso gesetzmäßige Verhältnisse aufzuweisen, wie die Kerne der Seitenfelder. Leider ist es mir jedoch nicht gelungen, diese interessanten Verhältnisse auch im Vorderende zu verfolgen. Es sei übrigens noch mitgeteilt, daß die Kerne des rechten Dorsalbandes zu denen des linken nicht symmetrisch gestellt sind.

Die ventralen Leisten zeigen ebenfalls meromyare Anordnung, wie leicht aus Fig. 35 ersichtlich, wo sie ebenso wie die dorsalen eingetragen sind. Auch hier finden sich die Zellen paarweise beieinander, und zwar liegt dann ebenfalls meist der vordere Kern des Paares außen. Weiter bin ich in die Struktur dieser Muskelfelder nicht eingedrungen.

Über den kleinen Kern zwischen den Zellen l_5 und l_6 kann ich, wie bei *Cucullanus*, nicht mehr berichten, als daß er vorhanden ist. Was sein definitives Schicksal wird, ist mir nicht bekannt.

Nicht erörtert wurde die größere Menge der Kerne des Vorderendes, sowie die des medioventralen kleinzelligen Bandes. Es dürften diese Elemente großenteils nervösen Charakters sein oder Sinnesorgane bzw. deren Stütz- usw. Zellen repräsentieren.

Zum Schlusse die Übereinstimmungen und Abweichungen zwischen *Pseudalius* und *Cucullanus* zusammenzufassen, will ich unterlassen, um mich nicht zu wiederholen. Doch möchte ich noch mitteilen, daß die Entwicklung von *Pseudalius convolutus*, *tumidus* und *inflexus* im wesentlichen mit der von *Pseudalius minor* übereinzustimmen scheint. Die charakteristischen Stadien, wie es Fig. 35 zeigt, sind bei den Arten nicht zu unterscheiden, da auch die Kernverhältnisse kaum einen Unterschied bieten.

Nematoxys ornatus.

Die folgenden Formen mögen im allgemeinen etwas kursorischer behandelt werden, soweit nicht einzelne Verhältnisse längeres Verweilen verlangen. Ich darf daher der Kürze halber im weiteren Verlaufe die Bezeichnungen Seitenlinien und Muskelzellen auf Stadien gebrauchen, wo diese ihre Wertigkeit nur aus dem Vergleich mit den andern Formen erhellt.

Das Material von *Nematoxys ornatus* ist leicht erhältlich aus jedem Frosch. Nur in der Gefangenschaft durchwinterte Frösche hatten keine Darmparasiten. Ob ich die Form, deren Namen der Abschnitt trägt, wirklich vor mir hatte, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Die wenigen ♂♂, die ich in der Zeit, in welcher ich das Material konservierte, im Darm der Frösche fand, gehörten zu derselben, über die Artunterschiede der ♀♀ habe ich aus der Literatur kein Bild gewinnen können.

Von Methoden sind keine neuen zur Anwendung gekommen. Es erübrigt also, nur noch einiges über die allgemeinen Verhältnisse des Wurmes und über die ersten Entwicklungsstadien zu sagen.

Von den beiden vorhergehenden ist unser jetziges Objekt durch seine Größe und seinen Dotterreichtum ausgezeichnet. Es bietet das der Beobachtung Vorteile und Nachteile; letztere besonders insofern, als der stets mehr oder minder mitgefärbte Dotter die Durchsichtigkeit des ohnehin dickeren Objektes beeinträchtigt. Anderseits wird

dies kompensiert dadurch, daß die im Verhältnis zu den großen dotterreichen Zellen kleinen Kerne weiter auseinanderrücken. Indem so die stärkste gefärbte Substanz auf einen größeren Raum verteilt wird, wird wieder an Durchsichtigkeit des ganzen Objektes gewonnen. Zugleich gewähren die größeren Abstände der Kerne eine bessere Übersicht. Ein beträchtlicher Vorteil ist natürlich an sich die Größe der einzelnen Elemente. Das wird noch gehoben dadurch, daß sich wenigstens in den meisten Total- und in allen Schnittpräparaten die Zellgrenzen deutlich ausprägen. Über die Form und die aus ihr resultierenden Schwierigkeiten siehe weiter unten.

Vorentwicklung.

Wenn ich auch hier einige Bemerkungen über die ersten Entwicklungsstadien vorausschicke, so möchte ich betonen, daß die nun folgenden Urteile sich nur auf gelegentliche Wahrnehmungen beim Aufsuchen andrer Stadien stützen, daß ich dagegen eine genaue Untersuchung der ersten Stufen bei diesem schönen Objekt unterlassen habe. Am zwei, drei und vierzelligen Stadium ist mir nichts aufgefallen, doch will mir scheinen, daß man schon jetzt den Kern der Propagationszelle erkennen kann an den deutlichen groben Chromatinkörnern und dem Fehlen eines Nucleolus. Des weiteren scheinen mir insofern Unregelmäßigkeiten aufzutreten, als nach dem vierzelligen Stadium nicht notwendig die Blastomeren *A* und *B* zunächst zur Teilung schreiten. Das Achtzellenstadium schien mir dem andrer Nematoden zu entsprechen. Im weiteren Verlauf tritt eine, wenn auch nicht hochgradige, dorsoventrale Abflachung hervor. Eine Blastulahöhle konnte ich auf Schnitten durch einige junge Stadien deutlich erkennen, doch scheint sie sehr bald wieder zu verschwinden. Trotz der verhältnismäßig geringen dorsoventralen Abplattung bildet der Embryo zunächst eine zweischichtige Platte und zwar weit länger, als *Pseudalius*. Immerhin wird das Aussehen der Platte dadurch sehr verschleiert, daß die Entomeren schon früh beträchtliches Volum zeigen und besonders durch starke dorsoventrale Ausdehnung eine flache Gestalt des Embryo nicht zu stande kommen lassen. Es dauert nun sehr lange, bis diese Zellen auch ventral von andern Elementen bedeckt sind, so daß hier medioventral die Zweischichtigkeit noch bis zur vorletzten Furchung deutlich bleibt, wenn sie auch in der nächsten Umgebung durch das Einsinken von *Mst*-Blastomeren bereits verloren gegangen ist. Die Urgeschlechtszellen liegen noch bis in die Zeit der letzten Furchung

frei zutage, während sie vorher, gewissermaßen einen ventralen Auswuchs bildend, den Entomeren von unten angelagert waren. Dagegen tritt eine andre Differenzierung schon sehr viel zeitiger auf, sehr früh, wohl schon etwa von 32 Zellen an, ist das Hinterende durch weit größere Zellen vom Vorderende deutlich unterschieden, und dieser Zustand bleibt bis zur Bildung der Krümmung erhalten. Es erscheint daher stets das Hinterende weit heller als das Vorderende.

Somit bestehen im äußeren Verhalten recht beträchtliche Ähnlichkeiten mit der *Cucullanus*-Entwicklung, deren Vorzüge fürs Studium unser Objekt mit deutlicher Ausprägung der Genitalzellen und relativer Größe aller Elemente verbindet, so daß die vorliegende Form zur Beantwortung der in der Nematodenentwicklung noch schwebenden Fragen wohl eine der geeignetsten sein dürfte.

Ein Stadium, in dem die letzte Furchung bereits im Gange ist, zeigt Fig. 52 von der Rückseite. Wir sehen hier deutlich die weit größeren Zellen, welche das Hinterende dorsal decken, vorn dagegen überwiegend kleinzelliges Material. Im übrigen diene folgendes zur näheren Bezeichnung des Objektes. Das Präparat enthält 16 Mitteldarmzellen. Die Urgeschlechtszelle liegt unter dem Darm, von kleinzelligem Material bedeckt, neben dem Mitteldarm liegen große Zellen, die wir, entsprechend den Verhältnissen bei andern Nematoden, als Abkömmlinge der Zelle *Mst* auffassen. Eine Analyse der Zellen im Vorderende kann ich nicht geben.

Ein nächst älteres Stadium finden wir in Fig. 53 vom Rücken betrachtet, in Fig. 59 im Sagittal-, in Fig. 60 im Querschnitt dargestellt. Wir sehen aus dem Querschnitt, daß die großen dotterreichen Zellen der Mitteldarmanlage, denen die Geschlechtszellen angelagert sind, auch hier zunächst von einer Zellrinne umgeben werden. Um das alles legt sich dann die äußere Zellschicht, die, gemäß dem oben Erörterten, hier ventral, nicht als eine Schicht, sondern als Haufen von Zellen erscheint: also im ganzen derselbe Querschnitt, wie bei den beiden vorigen Objekten.

Genitalanlage.

Von diesem Stadium ab habe ich an der Geschlechtsanlage keine Veränderungen bemerkt. Die Struktur der Kerne der beiden Propagationszellen ist genau dieselbe, wie bei *Pseudalius*. Sie sind auf jungen Stadien, wie das hier vorliegende, wohl die größten Kerne des Tieres, da sie jedoch nicht wesentlich wachsen, werden sie bald von den Kernen des Mitteldarmes und der Excretionszelle eingeholt, vgl. Fig. 57 *b*.

Die Zellen zeichnen sich durch eine etwas dunklere Farbe ihres Protoplasma vor den übrigen der Umgebung aus. Sie lassen keine scharfe Zellgrenze erkennen. Beide Propagationszellen liegen bei diesem Objekt von dem uns in Fig. 56 vorliegenden Stadium an genau symmetrisch, während sie bis dahin schräg oder gerade hintereinander lagen, und behalten diese Stellung in allen von mir beobachteten Stadien bei. Dabei ist ihr Abstand voneinander ein recht beträchtlicher. Zwischen ihnen beiden findet sich eine große helle Zelle mit scharfer Membran und großem Kern, der den der Propagationszellen an Umfang etwa gleichkommen dürfte. Er enthält einen großen Nucleolus. Diese große unpaare mediane Zelle, die ich bei andern Nematoden noch nicht entdeckt habe, findet sich hier, so weit meine Erfahrung reicht, stets wieder als treue Begleiterin der Propagationszellen. Ich möchte daher glauben, daß sie ihre Bedeutung beim Genitalapparat findet. Länger möchte ich nicht bei der Geschlechtsanlage verweilen. Dieselbe hat sich, soweit ich beobachtet, bis zum Ausschlüpfen der Larve in keiner Weise verändert. Sie wird auch dann nur von zwei symmetrischen Zellen gebildet. Der große Kern zwischen den Genitalzellen ist nicht mehr so deutlich wie früher. Die kleinen Zellen, wie bei *Cucullanus*, fand ich nicht.

Mitteldarm.

Auch die Mitteldarmanlage bietet Abweichungen von dem Verhalten der andern besprochenen Arten. Ihre Lage zu den einzelnen Zellgruppen des Leibes ist allerdings genau ebenso, wie bei den andern Nematoden und verändert sich mit der Zeit genau so. Dagegen zeigt die Zellenzahl eine Abweichung; in Fig. 59 allerdings finde ich 16 Zellen, und so noch in manchem andern Präparate dieses Stadiums, z. B. in dem Objekt der Fig. 55. Auf etwas älteren Stadien, entsprechend Fig. 56, finden sich dann 18 Zellen. Von diesen sind das erste Paar etwas, die beiden letzten beträchtlich kleiner als die andern. Das erste Paar steht dorsal verschoben, Paar 2 und 3 folgen etwa symmetrisch. Paar 4 ist auch nach oben verschoben, so daß es nicht im Sagittalschnitt als Trapez erscheint, sondern als von oben eingeschobener Keil, Zellpaar 5 und 6 (die Zellen 9, 10, 11, 12) stehen über der Genitalanlage, dann folgen noch drei Paare. Da ich nun statt der letzten beiden Paare in einigen Präparaten zwei längsgestellte Spindeln traf, und zwar bei Stadien, die, wenig jünger als das der Fig. 56, im übrigen genau die oben

geschilderte Anordnung zeigen, und da bereits beträchtlich jüngere Stadien mit 16 *En*-Zellen dieselbe Anordnung im Mitteldarm zeigen, wie die späteren, nur daß sich bei ihnen statt der vier letzten Kerne zwei finden, glaube ich annehmen zu dürfen, daß die vier letzten Zellen als Schwesterpaare zusammengehören, daß sie also entodermal sind. Dabei bleibt fraglich, ob diese Teilung die letzte in der Gruppe 8/16 Zellen ist, dann würden die vordersten zwei Mitteldarmzellen nicht zur *En*-Gruppe gerechnet werden dürfen, oder ob, was mir wahrscheinlicher ist, diese Teilung die erste nach dem 16-zelligen Stadium des *En* ist. Dann würde auch jenes vorderste Zellpaar als entodermal aufzufassen sein. Dafür spricht besonders die lange Dauer der 16-zelligen Mitteldarmanlage, in der Unterschiede der Kerne nicht wahrnehmbar sind.

Dagegen fällt sehr bald auf, daß die Darmzellen jüngerer Stadien nicht typisch zweireihig angeordnet sind. Auf Fig. 59 ist dies noch nicht erreicht, dagegen in Fig. 56 leidlich deutlich. Es sind dort allerdings in den optischen Schnitt alle Kerne im Mitteldarm eingetragen, deren Zellen breit getroffen sind, so daß ihre Höhendifferenz nicht hervortritt. Dies ist in Fig. 57 *b* der Fall, und da sehen wir dann, daß zwar im hinteren Teile eine gewisse Symmetrie herrscht, im vorderen aber die Kerne der einen Seite höher stehen als die der andern, d. h., daß hier eine Drehung um die Längsachse stattgefunden hat. Dies tritt auch auf den Querschnitten deutlich hervor. Schon in Fig. 61 leicht ersichtlich, in Fig. 62 ebenfalls merkbar, setzt sich diese Tendenz mit dem Alter mehr und mehr durch, so daß schließlich nicht mehr von einer rechten und einer linken, sondern nur noch von einer oberen und einer unteren Zellreihe gesprochen werden kann. Das wird auf Totalpräparaten deutlich bei Stadien, die etwa Fig. 63 entsprechen, und hatte mich zuerst irregeführt, da ich, bei *Cucullanus* und *Pseudalius* gewohnt, wenn nur eine Reihe *En*-Zellen sichtbar war, eine Seitenansicht vor mir zu haben, jetzt bei demselben Kriterium stets vor die falsche Schmiede kam, bis mich die Querschnitte über den wahren Sachverhalt belehrten.

Die Darmzellen selbst sind anfangs kurz, von sehr bedeutender Höhe, dotterreich und plasmaarm, sie erscheinen daher hell und gleichmäßig granuliert. Der Kern ist mäßig groß mit deutlichem Nucleolus, sonst ohne erkennbare differenzierte Chromatinpartikel. Dies ändert sich bald. Um den Kern wird ein Hof dunkleren Protoplasmas sichtbar. Von ihm aus strahlen verästelte sich verjüngende Stränge in den Zellleib aus, während der Kern rasch wächst, und

besonders der Nucleolus durch seine Größe imponiert. Nach und nach nimmt das Plasma auf Kosten des Dotters so sehr überhand, daß die ehemals hellen Darmzellen auf Totalpräparaten und Schnitten nun dunkel gefärbt erscheinen. Dabei sind noch deutlich die Spuren der strangförmigen Verteilung dunklerer Substanz sichtbar. Der Kern ist sehr groß geworden, er wird von einer deutlichen Membran umgeben und enthält einen Nucleolus, dessen Durchmesser etwa die Hälfte von dem des Nucleus betragen dürfte. Die Streckung des Darmes und seine Loslösung von der Leibeswand entspricht dem bei den andern Nematoden beobachteten, wie in Fig. 64 zu sehen. Dabei scheint er mir stets der Rückseite genähert zu liegen, und zwar so sehr, daß er den Zusammenhang mit den dorsalen Muskelbändern nicht verliert, so hat man auf unserm Querschnitt Fig. 64 fast den Eindruck, als sei er an diesen Zellen aufgehängt. Worauf diese dorsale Lagerung des Mitteldarmes beruht, wage ich nicht zu entscheiden.

Bei der Streckung des Mitteldarmes bleibt die Zellenzahl durchaus konstant = 18, auch noch bei der jungen Larve. Dabei ist noch zu bemerken, daß die vordersten Darmzellen kleiner als die übrigen vom zweiten Paar an erscheinen, doch sind sie völlig mit diesen in eine Reihe getreten. Zwischen dem fünften und sechsten Zellpaar findet sich ein größerer kernfreier Raum, es liegen hier die beiden Geschlechtszellen, so daß wir diesbezüglich auch die genaueste Übereinstimmung mit jungen Stadien haben. Das Darmlumen tritt im Stadium III spaltförmig auf und zwar als gestreckte Zickzacklinie, später tritt Schlängelung des Lumens ein, wenn auch nicht so hochgradig, wie bei *Rhabdonema*. Wir wollen uns daher die Beschreibung dieses Zustandes bis dahin versparen.

Stomatodäum und Proctodäum.

Wir hätten uns jetzt mit End- und Vorderdarm zu beschäftigen, doch wollen wir hierzu nur bemerken, daß ersterer als Zellstrang vom hinteren Ende des Mitteldarmes in ganz kurzen Bogen an die ventrale Mittellinie zieht. Die Zahl der beteiligten Zellen dürfte nicht sehr bedeutend von der bei *Cucullanus* abweichen.

Von den andern Zellen des Hinterendes habe ich nichts zu berichten, nur konnte ich wahrnehmen, daß sich rechts und links vom Enddarm zwischen ihm und der Leibeswand noch eine kleinzellige Gruppe findet.

Das kurze Stomatodäum setzt sich aus dem eigentlichen Schlund-

rohr und den deutlich von ihm abgegrenzten Bulbus zusammen. Wie dünn der Übergangsteil wird, zeigt Fig. 64.

Der Bau des Oesophagus ist dreikantig und enthält Kanten- und Flächenkerne, letztere teils einzeln, teils paarig. Eine nähere Analyse habe ich unterlassen, doch will mir scheinen, daß eine Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Cucullanus* nicht besteht.

Auch im Vorderende habe ich das übrige Material nicht studiert (bis auf die unten bei »Ectoderm und Mesoderm« zu besprechenden Zellen). Die große Masse der hier vorhandenen kleinen Zellen dürfte dem Nervensystem und den Sinnesorganen angehören. Ob noch sonst Organanlagen sich hier finden, wage ich nicht zu entscheiden; über die Excretionszelle siehe unten.

Ectoderm und Mesoderm.

α. Allgemeine Ausbildung der Leibeswand.

Wir finden auch hier ursprünglich sechs Reihen dorsaler großer Zellen (vgl. Fig. 52), von diesen verschmelzen wieder die beiden mittleren zu einer unpaaren unter Überwanderung ihrer Kerne auf die andre Seite. Ein Stadium aus diesem Vorgang zeigt Fig. 53, der Querschnitt Fig. 60, der Sagittalschnitt Fig. 59. Da sich, wie Fig. 60 und 53 zeigen, die Kerne der entstehenden Dorsalreihen gerade etwa in der Mediangegend finden, so sind auf dem Sagittalschnitt auch in fast allen Zellen Kerne getroffen. Zwischen der Dorsalreihe und dem Darm dagegen sind keine kleinzelligen Elemente zu finden. Nach vollendeter Ausbildung der Medianreihe zeigt uns Fig. 56 ein Objekt von der Rückseite. Aus dem Vergleich der aufeinander folgenden Dorsalansichten sehen wir zugleich, wie die sechs bzw. fünf großen Zellreihen auf der Oberfläche immer mehr Raum gewinnen, auf Fig. 56 sind die beiden Ventralreihen vom Rücken aus kaum noch sichtbar. Den gleichen Vorgang zeigen uns die Querschnitte Fig. 60—62. Zum Verständnis der Fig. 60 ist noch darauf hinzuweisen, daß, wie aus Fig. 59 erhellt, ein von oben senkrecht zur Achse des Darmes durch die Geschlechtsanlage geführter Schnitt unter der letzteren zahlreiche Zellen treffen wird, die schon dem Hinterende bzw. Vorderende des Wurmes angehören. Günstiger getroffen ist Fig. 61, etwa dem Sagittalschnitt (optisch) Fig. 57 *b* entsprechend; ersterer erklärt leicht, wie es kommt, daß auf dem Sagittalschnitt oberhalb des Darmes überhaupt keine Kerne getroffen

sind, dieselben liegen nämlich schon auf diesem Stadium in den äußersten lateralen Ecken ihrer Zellen.

Es spielt sich nun nämlich auch hier das Überwandern der Kerne in der Dorsalreihe nach der seitlichen Region genau so ab, wie bei den andern Formen. Von den von mir untersuchten kann ich neben den viel kleineren *Cucullanus*-Embryonen besonders diese schöne große Form zum Studium der einschlägigen Verhältnisse empfehlen. Ein Vergleich zwischen Fig. 61 und Fig. 62 zeigt folgendes: der Kern *d* liegt in Fig. 61 bereits in der äußersten Ecke der transversal stark gestreckten Dorsalzelle neben dem kleinzelligen Material der Rinne. Ist letzteres auch noch nicht in die Längsstreifen zerfallen, so sehen wir doch deutlich, daß seine Zellen zum Teil schon weiter dorsalwärts verschoben sind als in Fig. 60. Es mag dies vielleicht mit der Kernteilung in teilweisem Zusammenhange stehen, die sich, wie uns leicht ein Vergleich der Kerngröße und Zellzahl der einschlägigen Elemente lehrt, zwischen den beiden den Figuren zugrunde liegenden Stadien abgespielt hat. Fig. 62 zeigt uns dann die Rinne bereits aufgelöst, die großen Kerne haben ihre Lage nicht wesentlich verändert, dagegen sind die kleinen Zellen der dorsalen Bänder sich viel näher gekommen und grenzen, sich gegen die Peripherie emporreckend, deutlicher die Seitenfelder ab. Fig. 62 entspricht einem Stadium I/II. So sehen wir denn auch bereits in dem wohl nur wenig jüngeren Stadium Fig. 57 die kleinen Zellen als getrennte Reihen ober- und unterhalb der großkernigen Region auftreten, bereits der Leibeswand sehr genähert, so daß sie in derselben mit eingetragen sind. Auch im ventralen Teil der ehemaligen Rinne markiert sich, genau wie bei *Cucullanus*, der Zerfall in drei Streifen, indem auch hier die beiden seitlichen stark gegen die Peripherie vordrängen. Den vollständigen Zerfall der ehemaligen Rinne sehen wir dann in Fig. 63. Dieselbe zeigt, wie es bei der starken Streckung des ganzen Tieres nicht wunderbar ist, nur spärliche Kerne, von denen der Seitenlinie jederseits nur einen Lateralkern. Im Darm finden sich erst auf dem Nachbarschnitt Kerne zugleich mit einem Dorsalkern der Seitenfelder. Daß diese Verhältnisse sich auch beim alten Embryo nicht ändern, beweist Fig. 64 von einem Stadium IV, wo wir in einem Schnitt je einen Lateralkern und in allen Muskelfeldern einen Kern finden, während wir im zweiten nur die Dorsal- und Ventralkerne finden. Wir können hier übrigens bereits die Cuticulabildung wahrnehmen. Auf den Vergleich von Frontal- und Sagittalschnitten verschiedenalteriger Stadien zur Erläuterung des verschiedenen Verhaltens

der kleinen und der großen Kerne wurde verzichtet. Als Frontalschnitt ist nur ein optischer Frontalschnitt durch das Objekt der Fig. 56 mit roten Linien in diese eingetragen, und wir sehen hier den Darm entsprechend dem Alter des Objektes von den Seitenfeldern noch durch eine Reihe von Zellen getrennt.

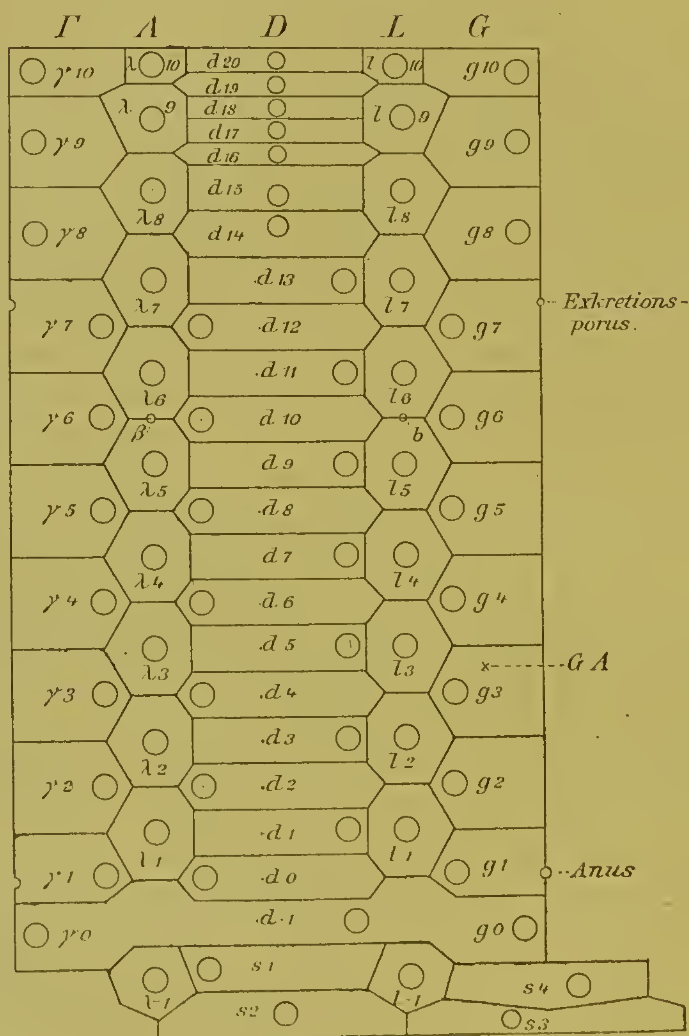
β. Zellanordnung im Ectoderm.

Betrachten wir nun die Anordnung der Zellen im einzelnen, so finden wir genau die bekannten Verhältnisse. Die Lateral- und Ventralkerne stehen symmetrisch, die der Dorsalreihe anfangs medial, nachher alternierend rechts und links. Um den Mund bilden die Zellen d_{20} mediodorsal, l_{10} rechts, g_{10} und γ_{10} medioventral, λ_{10} links einen Ring. An die Zelle d_{20} schließen sich weitere sechs d-Zellen mit mediodorsalem Kern. Die Abgrenzung dieser Zellen gegen die in ihrem Bereiche liegenden Lateralzellen $l_{10,\,9,\,8}$ habe ich nicht erforscht, ebensowenig die Grenzen der letzteren gegen die Ventralzellen mit in der Mittellinie gelegenen Kernen $g_{10,\,9,\,7}$. Von g_7 usw. an finden wir typisch folgende Verhältnisse: Die Kerne der Ventral- und Lateralreihe alternieren, wie sich auch die Zellen zwischeneinander schieben, die Kerne der Dorsalreihe stehen auf der einen Seite über den Lateral-, auf der andern über den Ventralkernen, es grenzen wieder an eine Lateralzelle drei Dorsal- und zwei Ventralzellen. An d_{14} grenzt l_7 und λ_7 hinten unten, an diese hinten unten g_7 bzw. γ_7, an d_{14} ferner nach hinten zu d_{13}, die sonst nur von d_{12} und denselben λ- und l-Zellen begrenzt wird; d_{12} grenzt wieder an zwei l- und λ-Zellen l_7 und l_6; usw. bis zu l_1, die an vier d-Zellen grenzt, auf sie folgt dann nur noch eine Lateralzelle l_{-1}, der Platz für l_0 scheint frei zu bleiben. Die letzte Ventralzelle in normaler Stellung ist g_1, g_0 die letzte paarige Ventralzelle grenzt nur noch an eine l-Zelle. An d_{-1}, l_{-1}, g_0, γ_0, λ_{-1}, schließen sich dann noch vier unpaare Zellen, den Schwanz bildend. In Merkatorprojektion würde die Oberfläche des Wurmes sich also folgendermaßen ausnehmen (Textfig. *i*). Zwischen l_5 und $_6$ findet sich, wie bei den andern Nematoden, der einzelne kleine Kern b bzw. β, unter ihm demgemäß g_6, über ihm d_{10}.

Wir finden also wieder dieselben Zellen bei allen Individuen in derselben Anordnung zueinander. Wichtig will mir hier erscheinen, noch einen Punkt hervorzuheben, daß nämlich durchaus nicht willkürlich bald rechts oder bald links die Dorsalkerne in den Lücken der Lateralreihen stehen, vielmehr liegt immer links der Kern über der Lücke, rechts über dem Lateralkern. Es trifft das auch auf

Pseudalius minor zu, vgl. die Fig. 35 u. 36, und wir werden dementsprechend auch die Verhältnisse bei *Rhabdonema nigrovenosum* finden. Auch sonst ist die Anordnung der Kerne bei beiden Formen sehr ähnlich, daher kann wohl dies hier genügen.

Auch den inneren Organen gegenüber zeigt sich eine Konstanz der Lage, der Enddarm öffnet sich zwischen g_1 und γ_1, die Urgeschlechts-



Textfig. *i*.

zelle liegt in der Gegend von l_3 und λ_3, meist wenig vor dem Kern dieser Zellen, die Excretionszelle liegt zwischen den vordersten Teilen der Zellen g_7 und γ_7.

Die Zelle selbst habe ich nicht studiert, doch fällt ihr großer Kern leicht auf allen einschlägigen Stadien unter dem hinteren Abschnitt des Oesophagus auf. Er ist schon auf Stadien kenntlich, auf

denen er noch direkt an der Oberfläche liegt. Daher erscheint ausgeschlossen, daß die Zelle aus derselben Gegend, wie die Reihen großer dorsaler Zellen, stammt. Auf späteren Stadien, z. B. Fig. 58, ist der Kern einer der größten des Embryo, mit starker Kernmembran und dunklem großen Nucleolus.

Was nun den Bau der großen Zellreihen betrifft, so ist ihr Plasma auf jüngeren Stadien im allgemeinen gleichmäßig und etwa ebenso reichlich, wie in andern Zellen. Auf älteren dagegen ist die Zelle plasmaarm und nur in der Nähe des Kernes findet sich eine stärkere Anhäufung desselben, von der aus Stränge dichteren Plasmas in die Zelle ausstrahlen. Dies Verhältnis bleibt erhalten auch auf älteren Stadien, auf denen das Seitenfeld, vom Darm abgelöst, weit weniger voluminös erscheint, als bei jüngeren Embryonen, vgl. Fig. 64. Mit dem zunehmenden Alter werden die Zellgrenzen immer undeutlicher. Da sie sich jedoch auch bei recht vorgerückten Individuen stets auf dem einen oder andern Schnitt noch erkennen ließen, glaube ich, daß man hier von einem wahren Syncytium nicht reden kann.

Die Kerne aller drei Reihen sind groß, bläschenförmig, bei älteren Stadien radiär abgeplattet und auch in der Längsrichtung etwas gestreckt. Die Kernmembran ist deutlich, das Chromatin sehr fein verteilt, der Peripherie zu etwas verdichtet. In der Mitte des Kernes findet sich ein großer Nucleolus. Auf etwas älteren Stadien, in Fig. 56 bereits angedeutet, in Fig. 57 deutlich hervortretend, zeigt sich zwischen den Kernen der Seitenfelder eine Differenzierung. Die Kerne der Dorsal- und Ventrallinien sind einander völlig gleich, die der Laterallinien, also die Mittelreihen der Seitenfelder, sind erheblich größer, besonders fällt die beträchtliche Größe der Nucleolen auf. Diese Kerne sind neben dem Excretionskern die größten des Embryo. Die vier Schwanzkerne sind kleiner, selbst als die Dorsal- und Ventralkerne, blasser und besonders mit einem weit zarteren Nucleolus versehen. Ihre Größe übertrifft dagegen doch recht beträchtlich die der Muskelkerne, immerhin könnte man nach der Struktur dieser Elemente Zweifel an der Zugehörigkeit zum Ectoderm haben, wenn nicht gerade im Hinterende die Zellgrenzen deutlich hervortreten.

Wo stammen nun diese großkernigen Elemente her und wie verbreiten sie sich über den ganzen Körper? Hierüber soll das Folgende noch einige Angaben enthalten. Auf dem hinteren Rückenteil sehen wir bei unsrer Form von Anfang an größere Elemente, aber auch bei *Cucullanus*, wo sich dies Merkmal erst spät ausbildet, traten hier

die großen Zellen gleich geschlossen auf. Anders liegen die Verhältnisse im Vorderende. Schon Fig. 66 zeigt, daß hier die Kontinuität der großen Zellen unterbrochen ist zwischen l_7 und l_8 abgesehen von der kleinen Zelle b, die auf diesem Stadium auch noch oberflächlich zu liegen scheint. Wie weit nun doch vielleicht die Zellen zwischen l_7 und l_8 von diesen ihren Nachbarn überlagert sind, kann ich nicht entscheiden, da mir gute Chlorgoldpräparate nicht vorlagen. Immerhin scheint es mir unwahrscheinlich, daß die vorderen Lateralzellen über die kleinzellige Enklave hinweggewandert sein sollten, besonders da die letztere um so deutlicher ist, je jünger das Stadium, vgl. Fig. 65, 52. Es scheint also, daß die großzellige Masse nicht kontinuierlich auftritt, oder daß wenigstens ein Teil der Zellen ihres Gebietes kleinkernig bleibt (oder wird) und in die Tiefe rückt.

Ein zweiter wichtiger Punkt, der aus Fig. 66 hervorgeht, besonders deutlich aber in Fig. 55 sich zeigt, ist der, daß die großen Zellen ursprünglich der Stelle der späteren Mundöffnung ziemlich fern bleiben und dieselbe erst nach und nach durch Ausbreitung der einzelnen Elemente in ihr Bereich ziehen, während sie die Stelle des späteren Schwanzendes von Anfang an wenigstens vom Rücken her decken. Es ist dabei zu bemerken wie sehr bei dieser Form ursprünglich Kopf und Schwanzende ventral einander genähert liegen (vgl. auch Schnitt 59).

Drittens machte mich Fig. 55 zuerst darauf aufmerksam, daß auch im einzelnen die Anordnung der großen Zellen insofern eine andre ist denn später, als die Zellen l_2 und l_4 lateral aus ihrer Reihe etwas verschoben sind. Auch dies tritt noch deutlicher auf jungen Stadien hervor, vgl. Fig. 52—54, wo die Zellen l_2 und l_4 direkt mit g_7 in einer Flucht liegen. Allein durch den Vergleich der Lagebeziehung dieser Zellen in successive älteren Stadien läßt sich zwar ihr späterer Anschluß an eine der beiden Reihen recht wohl feststellen. Sehr erleichtert wird dies jedoch bei unsrer Form dadurch, daß schon auf so frühen Stadien wie das der Fig. 53 die Kerne der Seitenreihen sich von denen der Ventral- und Dorsalzellen deutlich durch ihre Größe unterscheiden. So konnten stets die Zellen l_2 und l_4 leicht aufgefunden werden. Es erhellt nun, daß durch dies Verständnis der Lateralreihe auch das der Ventralreihe erleichtert wurde. So konnten fast alle großen Zellen noch auf Stadium Fig. 52 rekognosziert werden, vgl. die Buchstabenbezeichnung der Figur. Ich gebe hier anschließend eine Schilderung ihrer gegenseitigen Lage auf diesem jungen Stadium.

Gehen wir aus von den kleinen Zellen, deren Übergang in die bekannten b und β uns die Figurenfolge 52—57 a zeigt. Die etwas abweichende Lage in bezug auf den Gesammtorganismus findet ihre Erklärung in der Lage des letzteren, da natürlich, sobald das Kopfende etwas mehr gesenkt ist, das Hinterende in der Dorsalansicht länger erscheint und umgekehrt. Die Lagebeziehung zu den andern Zellen, besonders denen der Rückenlinie, ist jedoch durchaus konstant. Auf dem späteren Stadium fanden wir die Zelle d_{10} über β, hier in Fig. 52 liegt eine Dorsalzelle unmittelbar hinter, eine vor dem kleinen Zellpaar. Welche von beiden wird nun d_{10}? Meiner Überzeugung nach die hintere und zwar aus folgenden Gründen. Einmal: der Kern d_{10} liegt immer links, vgl. S. 27 ff., bei dem alternierenden Überwandern wird er also von rechts gekommen sein. Ursprünglich der rechten Seite scheint nun regelmäßig der Kern hinter b und β anzugehören. Fig. 52 zeigt das noch leidlich deutlich; der nächste Kern ist wie seine Zelle unzweifelhaft linksseitig.

Durch diese Erkenntnis und das Auffinden von b und β wird es uns nun möglich noch auf sehr jungen Stadien eine Reihe von Zellen wiederzuerkennen. Wir wollen hier zunächst ihre Anordnung auf einem Stadium besprechen, wo die beiden Dorsalreihen zu verschmelzen beginnen. In diesen Reihen finden wir hinter b und β entsprechend der Lage des Embryo und der starken ventralen Annäherung des späteren Schwanz- an das Kopfende nur wenige Zellen, etwas mehr in Fig. 53 und bei *Rhabdonema* Fig. 65[1]. Die Bezeichnung dieser Zellen bietet nicht die mindeste Schwierigkeit. Anders die Lateralreihen.

Bei *Rhabdonema* allerdings stehen ihre Zellen bereits in einer Reihe und nur wenig erinnert die Form der Zellen l_4 und λ_4 daran, daß sie sich wohl von der Seite her eingekeilt haben. Bei *Cucullanus* Fig. 51 b ist das noch sehr deutlich und bei *Nematoxys* endlich liegen sie in Fig. 52 und 53 überhaupt nicht in der Flucht der übrigen Lateralreihe. Dieser Unterschied läßt sich vielleicht aus der Gesamtgestalt erklären. Es dürfte der in dieser Zeit wesentlich schlankere *Rhabdonema*-Embryo den Zellen früher die Möglichkeit bieten

[1] Da es sich hier nur um die episodenhafte Darstellung von Vorgängen handelt, die den von uns in der Hauptsache betrachteten Entwicklungsstadien voraufgehen, mag entschuldigt werden, daß ich hier mehr als bisher die verschiedenen Formen nebeneinander bespreche. Ich werde auch des weiteren *Rhabdonema nigrovenosum* heranziehen und gebe in Fig. 50 und 51 noch einige Bilder von *Cucullanus*, die ich ebenfalls zu vergleichen bitte.

hintereinander zu treten. Dasselbe werden wir auch bei den Ventralreihen finden, die bei *Rhabdonema* bereits völlig ihre definitive Anordnung besitzen. — Daß es sich bei diesen anders gestellten Zellen des *Nematoxys*-Embryo tatsächlich um l_2 und l_4 handelt, wurde oben bereits besprochen, doch auch die Beobachtungen an *Cucullanus* werden hierfür zur Stütze. Doch wollen wir die Dorsal- und Lateralreihen dieser Form erst weiter unten mitbesprechen.

Über die vor den Kernen b und β gelegenen Teile der Dorsal- und Lateralreihen habe ich nur an *Rhabdonema* und *Nematoxys* Sicheres ermitteln können. In der Lateralreihe zeigt Fig. 66 bei ersterer Form vor b und β die Kerne l_6 und λ_6, davor l_7 und λ_7, dann folgt eine kleinkernige Gruppe, und von ihr beiderseits lateralwärts divergierend die Zellreihen l_{8-10} und λ_{8-10}. Diese letztere Divergenz tritt bei *Nematoxys* Fig. 53 noch deutlicher hervor. Hier konnte ich auch sämtliche Zellen in derselben Lage in Fig. 52 wiederfinden. Bei *Rhabdonema* gelang dies vorwärts nur bis l_8, da die dunkle Färbung des Vorderendes weiterhin ein Erkennen mir unmöglich machte. Dagegen glaube ich gerade bei *Rhabdonema*, wenn auch auf dem etwas älteren Stadium Fig. 66, alle vorderen d-Kerne erkannt zu haben, immerhin nur sehr mühsam, so daß ich der Figur eine große Beweiskraft nicht beimessen kann. Die drei Zellen d_{11-13} treten hier allerdings als auffällige Gruppe sehr deutlich hervor und zeigen sich in Fig. 65 mit d_{14} zusammen als direkte Fortsetzung der beiden Dorsalreihen, mit ihren Spitzen schon alternierend ineinander greifend. Ebenso auffallend bilden die Zellen d_{11-13} bei *Nematoxys* Fig. 52 und 53 eine besondere Gruppe, die noch die zweireihige Anordnung wahrt. Der Kern d_{14} liegt median in der bereits unpaaren Zelle, wie bei *Rhabdonema* auf dem Stadium der Fig. 66, und bei beiden Formen bleibt diese Anordnung dauernd. Ob die Zelle d_{14} auch bei *Nematoxys* ursprünglich der rechten Seite angehörte oder gleich medial auftrat, habe ich nicht untersucht.

Über die ursprüngliche Lage der weiter vorn gelegenen d-Zellen habe ich bei *Rhabdonema* nichts mehr ermittelt. Sie liegen in Fig. 66 bereits alle unpaar medial. Auf dem jüngeren Stadium Fig. 65 liegen ebenfalls zwei Zellen medial, da ich jedoch ihre seitliche Abgrenzung nicht genau feststellen konnte, besonders bei der vorderen nicht entscheiden konnte ob rechts und links von ihr noch großkernige Elemente lagen, so muß die Frage offen bleiben, welcher Zelle in der definitiven Anordnung sie entspricht. Daß diese beiden Zellen d_{15} und d_{16} sind, scheint mir die Sachlage bei *Nematoxys*

wahrscheinlich zu machen. Bei dieser Form ist die zwischen l_8 und λ_8 gelegene Zelle wohl sicher als d_{15} anzusehen, da sich zwischen sie und d_{14} keine andre Zelle mehr einschieben kann. Über die *d*-Reihen weiteres zu sagen oder zu vermuten halte ich nicht für zweckmäßig.

Die Ventralreihen zeigen bei dem jüngsten uns von *Rhabdonema* vorliegenden Stadium keine Besonderheiten, sondern gestreckten Verlauf. Anders bei *Nematoxys*. Hier treffen wir in direkter Fortsetzung der Reihe l_2, l_4 einen Kern und Zelle, die ihrem histologischen Verhalten nach der Ventralreihe zugehören. Der nächst vordere Kern in der gleichen Flucht gehört seinem Umfange nach offenbar schon zu der kleinzelligen Gruppe zwischen l_7 und l_8, die übrigen Ventralzellen liegen etwas tiefer in einer Reihe. Wie ich sie auf die späteren beziehe, zeigen die Buchstabenbezeichnungen.

An dem leider so kleinen *Cucullanus*-Embryo wollte es mir nicht recht gelingen, diese Verhältnisse deutlich zur Anschauung zu bekommen. Ich verweise daher betreffend dieses Detail auf die Figuren und möchte nur erwähnen, daß auch auf diesen jungen Stadien die Zellanordnung, so weit sie studiert wurde, noch typisch ist. Hinter *b* und *β*, die sich als deutlich tiefer gelegene Kerne leicht kenntlich machen, folgt jederseits eine Viererreihe alternierend geordneter Zellen, dann jederseits ein Paar, das weniger deutlich in der Reihe steht, dann weitere in deutlicher Reihenordnung. In Fig. 51 *b* haben wir im ganzen im hinteren Teil der Dorsalreihen 14 Zellen, von denen das letzte Paar ein wenig kleiner ist als die vorhergehenden, es dürften das bereits die ersten beiden Schwanzzellen sein. Ähnliche Elemente schließen sich auf der Unterseite in einfacher Querreihe an (γ_0, S_3, S_4, g_0 ?). Dann folgt bereits die Mitteldarmanlage.

Seitlich von den ersten vier Dorsalkernen hinter *b* und *β* treffen wir jederseits die Lateralzellen l_{1-5}, λ_{1-5}, an l_5 anschließend l_6 und l_7, dann kleinere Kerne, vor ihnen l_{8-10}. Letztere Zellen von l_6 an sind auf jüngeren Stadien nicht immer mit der wünschenswerten Sicherheit zu erkennen. Seitlich zwischen l_5 und $_6$ findet sich jederseits eine *g*-Zelle, aus der Ventralreihe ein wenig medianwärts verschoben, vor ihr stets, auch auf den jüngsten einschlägigen Stadien noch deutlich kenntlich drei Ventralzellen, hinter ihr meist fünf. Nur in Fig. 51 *b* finden sich hier sechs in dem sich von unten her noch ein Element zwischen die beiden ursprünglich letzten einschiebt.

Ganz diese Ordnung liegt noch in Fig. 51 *a* vor, einem Stadium, in dem die letzte (unvollständige) Hauptfurchung (vgl. l. c. S. 9 X

und S. 42) gerade lebhaft wird. Das etwas jüngere Stadium Fig. 50 zeigt die Verhältnisse vor dem Beginn dieser Furchung (die Teilung der Entodermzellen von 8 zu 16 ist im Beginn). Sie zeigt im Bereiche der hinteren Dorsalzellen keine Abweichungen von den vorigen Figuren, und wenn wir annehmen, daß l_4 noch mehr als später in dem Verbande der Ventralzellen liegt, auch keine im Bereiche der hinteren Lateral- und aller Ventralzellen. Die vorderen Dorsal- und Lateralzellen zu identifizieren ist mir nicht gelungen. Doch zweifle ich nach dem, was ich hier sah, nicht, daß auch dies sich bei eingehendem Studium leicht erreichen ließe. Worauf es mir hier ankommt, ist das folgende.

Das Objekt ist, was die Zellenzahl betrifft, dem der Fig. 25 l. c. nur dadurch voraus, daß die dort fast beendete IX. Hauptfurchung hier völlig abgeschlossen ist und sich im Entoderm bereits die ersten Spindeln der letzten Teilung zeigen. Also vor der letzten ganzen (IX.) Hauptfurchung typische Zellanordnung aller Elemente (vgl. Fig. 23 u. 24 l. c.), nach derselben wenigstens in der hinteren Rückengegend wieder typische Anordnung, die dann durch keine Furchung mehr gestört wird. Noch interessanter als die Seitenreihen ist die dorsale. Hier finden wir während der ganzen IX. Hauptfurchung und auch später keine Zellteilung mehr. Die letzte war also die in Fig. 22/23 l. c. analysierte, und es sind dieselben Zellen wie in letzterer Figur, die auch später diese Gegend einnehmen, und die durch ihren histologischen Charakter, ihre gegenseitige Lage und die vor ihnen auftretende Einsenkung primär ectodermaler Elemente sich so deutlich charakterisieren, daß man sie leicht in den auf b und β folgenden Zellen der Dorsalreihen wieder erkennt. Von diesen würden also die vordersten der Fig. 50 gleich den Zellen $\gamma II'x$ und $cII'x$ der Fig. 23 *a* (l. c.) zu setzen sein. Übertragen wir das auf spätere Stadien, so können wir setzen: $cII'x = d_{10}$, $\gamma II'x = d_9$, $cII'y = d_8$ usw. bis $\gamma II''y = d_3$. Weiter zurück möchte ich diese Reihe nicht verfolgen. Wenn mir auch die Bilder späterer Stadien dafür zu sprechen scheinen, daß die $cI2'$ und $\gamma I2'$-Zellen sich ebenfalls den Dorsalreihen einordnen, in entsprechender Folge, so kann ich das doch nicht beweisen. Demnach dürften die vorderen d-Zellen im wesentlichen der Gruppe aII, die Lateral- und Ventralzellen bI und βI angehören. Es erscheint ohne weiteres möglich, hier bei günstigeren Objekten, z. B. *Nematoxys*, noch genauere und prinzipiell recht wichtige Resultate zu finden.

γ. Zellanordnung im Mesoderm.

Zum Schlusse kommen wir zur Muskulatur. Wir hatten die anfangs (Fig. 60) noch großkernige, dann kleinkernige (Fig. 61) Rinne sich in die einzelnen Bänder auflösen sehen, konnten dann beobachten, wie sich die Elemente der dorsalen und der ventrolateralen Bänder radiär streckten und den Anschluß an die sich bildende Cuticula gewannen. Gleichzeitig sehen wir auch hier wieder die aktive Beweglichkeit eintreten. Dies und die Lage der Streifen spricht überzeugend für ihre Bedeutung als Muskulatur. Auch hier erkennen wir deutlich, wie bei *Pseudalius*, daß der Aufbau jedes Muskelbandes aus zwei Reihen, im wesentlichen alternierend gestellter, langgestreckter Zellen besteht. Dies zeigt Fig. 57 *a*, wo die weiter auswärts gelegene Reihe mit ausgeführten Kernen, die mediale mit dem Kontur der Kerne angegeben ist. Dies zeigt auch deutlich Fig. 58, in der wir das rechte dorsale Muskelband vor uns haben. Auch aus Querschnitten ist das Verhalten deutlich zu ersehen, besonders auf denen jüngerer Stadien, vgl. Fig. 61, wo überhaupt durch die Größe der Zellen alles leichter sichtbar ist.

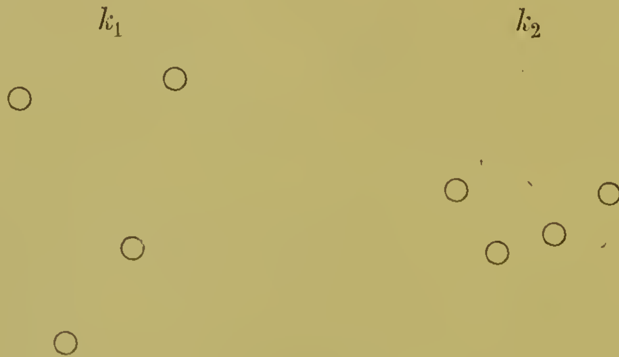
Doch auch in diesem System ist die Anordnung der Zellen eine genau präzisierte, und so unvollständig auch meine Analyse sein mag, die den ventralen Zellen gegenüber bisher versagt hat und auch in den Rückenbändern noch nicht alles zu klären vermochte, so scheint mir doch das, was an Resultaten gewonnen wurde, interessant genug, um hier mitgeteilt zu werden (vgl. Fig. 57 und 58). Wie bereits gesagt, stehen die Kerne alternierend. Der letzte liegt zwar nicht genau im Verlauf einer Reihe, sondern etwa zwischen beiden, scheint jedoch, soweit sich die Zellgrenzen erkennen ließen, der äußeren Reihe anzugehören. Der zweite Kern liegt deutlich in der inneren, der dritte in der äußeren und so fort auf beiden Seiten. Dabei stehen sich rechts immer zwei Kerne näher als jeder mit dem andern Nachbarn, so daß lange und kurze Intervalle wechseln, und zwar ist immer der weiter vorn liegende äußere Kern dem hinter ihm folgenden genähert. Diese Annäherung ist links undeutlich, oft umgekehrt. Zugleich stehen rechts fast alle Kerne etwas weiter vorn, als links, immerhin jedoch noch so weit symmetrisch, daß man die zusammengehörigen Vierergruppen, gebildet aus je einem Kern jeder Reihe, wohl erkennen kann. Da nun die Distanz der beiden linken Kerne eine größere ist, als die der rechtsseitigen, ergibt sich folgende Figur (vgl. Textfig. 2 k_1 und k_2 auf S. 36) für jede einzelne Gruppe. Diese

Figuren können mehr oder weniger deutlich und mehr oder weniger spitz sein.

Betrachten wir nun die Kernstellung im einzelnen. Die letzten Kerne liegen etwas hinter dem Dorsalkern d_1, der rechte wenig vor dem linken. Die zweite Gruppe findet sich in der Gegend von d_2 und $_3$, sie beginnt beim Kern der ersteren Zelle mit dem inneren linken Nucleus, dann folgt der innere rechte, dann fast mit ihm gleich weit vorn der äußere linke und endlich der äußere rechte.

Die dritte Gruppe, Kern $_4$ und $_5$ jederseits, liegt im Bereich von d_{3-5}. In ersterer Zelle beginnt sie mit dem inneren linken Nucleus, dann treffen wir erst viel weiter vorn den inneren rechten und dicht bei ihm erst den äußeren linken, dann den äußeren rechten.

Noch größer, als in dieser Gruppe, wird der Abstand in der nächsten, so daß ihr innerer linker Kern dem äußeren der vorigen



Textfig. *k*.

sehr viel näher liegt, als einer dieser Kerne seinem linken äußeren Gruppengenossen. Diese dritte Gruppe, jederseits Nucleus 6 und 7, erstreckt sich über die Zellen d_{5-7}. In ersterer beginnt sie mit dem inneren linken Kern, dann kommt eine lange kernfreie Strecke, es folgt der innere rechte und vor ihm, fast auf gleicher Höhe, der äußere linke und rechte.

Dichter zusammengedrängt erscheint wieder die nächste Gruppe. Sie liegt etwa bei d_8, beginnt mit dem linken inneren, dann folgt der rechte innere und fast nebeneinander der rechte und linke äußere Nucleus.

Gruppe 6 (Nucleus 10 und 11) findet sich etwa bei d_{10}, beginnt mit dem inneren linken, an den sich etwa in gleichen Abständen der innere rechte, der äußere linke und der äußere rechte anschließen. Diese Gruppe läßt sich noch leicht erkennen, die nächst vordere gehört

schon dem durch seinen reichen Zellinhalt schwerer durchsichtigen Vorderende an.

Sie ist die siebente (Kern 12 und 13), liegt in der Gegend von d_{11-12}, beginnt mit dem inneren linken Nucleus, ihm fast gegenüber findet sich der innere rechte, dann folgt eine kleine Lücke und dann, sich wieder fast gegenüberstehend, erst der linke äußere, dann der rechte äußere. Wir sehen hier also die Unterschiede von links und rechts verschwinden. Die Kerne stehen von nun an fast symmetrisch.

Von den schwer zu ermittelnden Gruppen glaube ich hier noch drei wahrgenommen zu haben: die achte in der Höhe von d_{13} in der üblichen Reihenfolge der Elemente innerer linker, innerer rechter Nucleus fast gegenüber, äußerer linker, äußerer rechter, ebenfalls fast gegenüber.

Mit meist derselben Kernfolge, in Fig. 58 etwas abweichend, treffen wir dann etwa bei d_{14} und $_{15}$ die neunte Gruppe (Kern 16 und 17), dabei sind aber die Kerne einander bereits viel näher gerückt als in andern Gruppen, so daß die Kerne fast in einer Querreihe stehen.

Die vordersten Kerne zeigen dies noch deutlicher, die Unterschiede vom linken und rechten sind nicht mehr wahrnehmbar, die Distanz der inneren von den äußeren Kernen ist nur angedeutet.

Ob alle diese 19 Kerne tatsächlich Muskelkernen angehören, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, ich muß darüber noch an Schnittserien nähere Untersuchungen anstellen.

Was nun den Bau der hier besprochenen Zellen betrifft, so sind es langgestreckte, verhältnismäßig schmale Elemente, die sich auf älteren Stadien oft sehr deutlich gegeneinander und gegen die Umgebung abgrenzen. Contractile Elemente habe ich in diesen Zellen zwar nicht wahrgenommen, ich habe jedoch auch einerseits nur an Balsampräparaten untersucht, anderseits spezifische Muskeltinktionen nicht verwendet. Die Kerne dieser Zellen sind in jüngeren Stadien, bis Stadium III, rund, kugelig, blasser, als die der Seitenlinien, haben feinkörnig verteiltes Chromatin und einen kleinen, aber deutlichen Nucleolus. In der Umgebung der Kerne findet sich stets eine Anhäufung etwas dichteren Plasmas. Der Kern selbst füllt an seiner Stelle ungefähr die ganze Breite der Zelle aus, von da an wird dieselbe nach vorn und hinten schmaler. Da nun die nächste Zelle derselben Reihe nicht schon in der Höhe des Kernes der vorhergehenden beginnt, so ist jede Reihe aus dickeren Stücken und dünneren aufgebaut, von denen sich erstere stets in die durch letztere gebildeten Buchten der Nachbarreihen einfügen.

Rhabditis nigrovenosa.

Von diesem unserm letzten Objekt ist das Material hier außer im Winter stets leicht aus *Rana fusca* erhältlich.

Die Totalpräparate, mit Sublimat fixiert und mit Hämalaun gefärbt, waren recht brauchbar. Auf Schnitten zeigten die mit Pikrinessigsäure fixierten Objekte die Zellgrenzen deutlich. Oft aber waren die Kerne nicht so schön erhalten, daß ihre Differenzen mit wünschenswerter Deutlichkeit hervortraten. Dies war dagegen bei Sublimat-Material der Fall, doch fehlten hier die Zellgrenzen im Bilde oft völlig. Im übrigen traten nach der letzteren Behandlung auch die Furchungshöhle usw. deutlicher hervor.

Das Objekt zeichnet sich unvorteilhaft durch die schwer durchlässige Eihülle aus. Dieselbe stört ein rasches Eindringen der fixierenden Flüssigkeit, setzt der Entwässerung recht beträchtlichen Widerstand entgegen und stört oft durch ihre Dicke und Faltenbildung die Klarheit des Bildes.

So mag es wohl sein, daß NEUHAUS' Methode mit Essigsäurekarmin und Glycerin Vorzüge vor der Einschließung in Balsam hat, mit deren Resultaten ich nicht immer zufrieden war.

Das Objekt, etwas kleiner als das vorige, zeigt in der Größe der einzelnen Zellarten geringere Unterschiede, besonders aber in der Beschaffenheit ihres Plasmas auf älteren Stadien ziemliche Übereinstimmung. Es traten daher die charakteristischen Entwicklungsmomente dieser Periode lange nicht so deutlich hervor wie bei *Cucullanus*, doch wird man sie, sobald man nach ihnen sucht, auf Totalpräparaten bald auffinden. Sie sind dort fast ebenso deutlich wie bei der vorigen Form. Auf Schnitten dagegen traten sie recht wenig hervor, fast noch weniger als bei *Pseudalius minor*. Auffallend sind endlich noch die großen Spaltbildungen zwischen den Keimblättern.

Vorgeschichte.

Was die Vorgeschichte betrifft, habe ich eigne Untersuchungen nicht vorgenommen. Ich gebe das Folgende der Vollständigkeit halber nach der ZIEGLERschen Arbeit.

Die Furchung verläuft genau wie bei den übrigen Nematoden (ZIEGLER bezieht sich hier besonders auf die Beobachtungen, die SPEMANN in BOVERIS Institut an *Strongylus paradoxus* gemacht hat). Es findet bis zu dem »Stadium von 30 Zellen (16 Ectoderm-, 4 Ento-

dermzellen, 4 Mesodermzellen, 4 sekundäre Ectodermzellen, ferner die Zelle *G* und die Zelle *D*) keinerlei Einstülpung oder Umwachsung statt«. Erst nach der nächsten Teilung der Ectodermzellen vollzieht sich die Gastrulation, also wenn 32 Abkömmlinge der primären Somazelle vorhanden sind. Es sinken dann nämlich die vier Entodermzellen in die Tiefe, während dieses Vorgangs teilen sich die Mesodermzellen und rücken dann medianwärts zusammen. Nach der nächsten Teilung der S_1-, *C*- und *D*-Zellen tritt dann (Stadium von 64 Zellen im primären Ectoderm) die Einsenkung der hinteren Mesodermelemente ein (unsrer *m* und *μ*-Zellen). Nach wiederum der nächsten Teilung (es entstehen 128 Zellen im primären Ectoderm) sinken dann auch vermutlich alle übrigen Mesomeren (unsre *st*- und *στ*-Zellen) in die Tiefe (von den vordersten Gliedern dieser Gruppe konnte es allerdings nicht mit Sicherheit ermittelt werden). Um dieselbe Zeit, d. h. nach der VII. Teilung der primären Ectodermzellen (= unsrer VIII. Hauptfurchung) wird auch die Genitalanlage eingesenkt, die hier bereits zweizellig ist. Der Vorderdarm ist durch eine Einstülpung im vorderen Teil des Embryo entstanden nach der VIII. Hauptfurchung, also gleichzeitig etwa mit dem Verschwinden der Stomatodäoblasten und der Urgeschlechtszellen.

Schnitte durch Stadien vor diesem Vorgang zeigen uns NEUHAUS' Figuren 1—4. Sie erläutern uns die derzeitigen Verhältnisse des Keimes sehr geschickt. Ist dann endlich auch die Genitalanlage eingesenkt, dann besteht der Embryo außen aus den Abkömmlingen der ersten, dritten und vierten Ursomazelle. In seinem Inneren findet sich die Anlage des Darmes, neben der rechts und links die Descendenz der Zelle *MSt* liegt. Unter dem Mitteldarm liegt symmetrisch das Genitalzellenpaar. Der Darm selbst läßt bereits deutlich Mittel- und Vorderdarm unterscheiden.

Diese Organe sind nun nicht fest verpackt wie bei den bisher besprochenen Formen, sondern es findet sich um den Darm, besonders auf seiner Rückseite, ein spaltförmiger Raum, offenbar Reste der primären Leibeshöhle.

Die Genitalanlage.

In betreff der Genitalanlage habe ich ebenfalls dem von ZIEGLER und NEUHAUS Ermittelten nichts Wesentliches hinzuzufügen. Die folgenden Sätze dienen also nur der Vollständigkeit. Von früher Zeit her sind die Geschlechtszellen durch ihr dunkleres Plasma kenntlich. Bei ihrer Größe fällt dies noch besonders auf. Der Kern

ist anfangs der größte des ganzen Embryo. Vor den benachbarten ebenfalls großen Entodermkernen zeichnen sich die Genitalkerne besonders dadurch aus, daß ihr Chromatin mehr in groben Brocken angeordnet und nicht so fein verteilt ist wie in jenen. Später allerdings wird die Chromatinverteilung eine diffusere, und es würden so dieselben Verhältnisse erreicht werden wie im Entoderm, wenn sich an dessen Nuclei nicht derselbe Prozeß abspielte. So bleibt ein wenn auch nur geringer Unterschied. Der von Anfang an deutliche Nucleolus wird später außerordentlich groß und dunkel. Dagegen bleibt das Plasma der Zellen völlig homogen. Wie Neuhaus angibt finden wir von dem Stadium an, wo das Hinterende des Embryo das Kopfende erreicht hat, vier Zellen, die unter sich, soweit ich erkennen konnte, völlig übereinstimmen. Wie die Genitalzellen ursprünglich unter der Mitte des Mitteldarmes (unter der sechsten und siebenten Zelle jeder Entodermreihe bzw. der ursprünglich fünften und sechsten) liegen, so behält die Anlage des Geschlechtsapparates diese Lage im wesentlichen bei noch beim fast reifen Embryo, obgleich sie dann bereits aus zehn oder mehr Zellen aufgebaut ist. Diese Zellen grenzen sich geradlinig voneinander ab, wenigstens sind häufig geradlinige Spalten zwischen ihnen sichtbar, die auf Schrumpfung zurückzuführen sein dürften. Die Gesamtanlage bleibt ventral, doch scheint sie mir nicht genau medial zu liegen sondern nach einer Seite ein wenig verschoben zu sein. Immerhin bezeichnet sie mit ihrer dunklen Zellmasse so deutlich die Bauchgegend, daß wir darin eine wesentliche Unterstützung bei der Orientierung von Totalpräparaten und Schnitten sehen können. Kleine Zellen fand ich ebenfalls auf älteren Stadien um die großen dunkeln Genitalzellen herum, ob sie aber Abkömmlinge dieser letzteren sind wage ich nicht zu entscheiden. Über die weitere Entwicklung des Genitalapparates brauche ich wohl nichts zu sagen. Sie liegt außerhalb des Rahmens unsrer Arbeit, ist außerdem bei Neuhaus genau behandelt.

Mitteldarm.

Wir gehen jetzt zu den andern Organanlagen über, deren Anordnung wir bereits oben besprachen. Dieselbe wird deutlich illustriert durch die Fig. 6*a*—7 von Neuhaus. Da wir jedoch jetzt bei dem Stadium angelangt sind, bei dem unsre eignen Studien anheben, seien hier auch die eignen Figuren angezogen. Es zeigt sich nun sofort die große Übereinstimmung zwischen meiner Fig. 72 und Neuhaus' Fig. 6*a*. Abgesehen davon, daß das Objekt der letzteren nicht

genau frontal getroffen sein dürfte, da die gelb gezeichneten Zellen rechts andern Charakter zeigen als links, und daß die Längsachsen leider Schnitte miteinander einen kleinen Winkel bilden, so daß mein Schnitt hinten etwas tiefer geführt ist als der von Neuhaus, findet sich noch eine geringe Abweichung im Alter des Objektes. Mein Objekt ist nämlich etwas jünger. Das zeigt sich in folgendem.

Vor den typischen Mitteldarmzellen zeichnet Neuhaus zwei Zellen ein, von denen er die eine mit der Farbe des Entoderms, die andre mit einer Mischfarbe gibt, offenbar um zu bezeichnen, daß er über die Zugehörigkeit der Zellen zu entscheiden nicht gewillt ist. Die Kerne dieser beiden Zellen sind kleiner als die übrigen des Mitteldarmes und ohne deutlichen Nucleolus. An derselben Stelle finde ich nun auf etwas älteren Stadien als dem meiner Fig. 72 zugrunde liegenden stets zwei Paare von Zellen, von denen das eine dorsal und hinten dem andern auflagert. Diese vier Zellen sind in Fig. 72 noch nicht vorhanden, während die übrigen Zellen des Mitteldarmes sich an derselben Stelle wie später wiederfinden, sondern an ihrer Stelle treffen wir zwei Spindeln. Da nun die erwähnten vier Zellen durch geringere Größe und kleinere Kerne vor den übrigen Entodermzellen ausgezeichnet sind, glaube ich die beiden dorsaler gelegenen von ihnen in den beiden eben besprochenen Zellen aus dem Frontalschnitt 6*a* bei Neuhaus wiedererkennen zu dürfen. Daraus folgt dann die größere Jugend des mir vorliegenden Objektes ohne weiteres.

Hinter den eben besprochenen zwei (bzw. vier) Zellen schließen sich zunächst zwölf weitere an. Alle sind etwa gleich groß mit gleich großen Nuclei, dann folgen noch vier Zellen, die auf jüngeren Stadien mehr als auf älteren sich von den vor ihnen gelegenen durch kleinere Kerne auszeichnen. Alle diese Kerne, besonders die mittleren, entsprechen der Beschreibung von Neuhaus, nach der der »Kern der ruhenden Entodermzelle eine gleichmäßig feine Verteilung des Chromatins aufweist und einen starken Nucleolus« besitzt. Letzterer bleibt immerhin kleiner als der der Genitalzellen. Daß der Kern blaß ist, kann ich jedoch nicht anerkennen; ich finde allerdings hauptsächlich auf älteren Stadien nur einen höchst geringen Unterschied zwischen ihm und einem Genitalnucleus. Dagegen ist das Plasma der Mitteldarmzellen allerdings, besonders gegenüber den Genitalzellen, »durch geringe Färbbarkeit ausgezeichnet«.

Betreffend die Zellanordnung im Mitteldarm kann ich, wie Fig. 72

und 74 zeigen, Neuhaus recht geben, wenn er dieselbe für junge Embryonen folgendermaßen beschreibt. Die Entodermzellen ordnen sich »in vier allerdings unregelmäßigen Reihen an, deren einzelne Glieder teilweise miteinander alternieren, man findet nämlich auf Querschnitten sowohl drei als auch vier und fünf Entodermzellen vor. Unterbrochen wird diese Anlage nur am Beginn des hinteren Körperdrittels an der Stelle, wo die Geschlechtszellen in die Gastrula eingesenkt sind. Dieselben verdrängen hier die ventralen Zellreihen. . . . . . In der hinter dieser Stelle gelegenen Region sind, wie Totalpräparate zeigen, nur zwei Zellreihen am Aufbau des Urdarmes beteiligt«. Immerhin muß ich betonen, daß sich die Vierreihigkeit, wie Fig. 74 zeigt, höchstens zwei Zellen weit nach hinten erstreckt. Wir denken jedoch die Zellanordnung präziser so darzustellen: Hinter der den Übergang vom Vorder- zum Mitteldarm vermittelnden Vierergruppe (vgl. das oben S. 41 Gesagte und Querschnitt Fig. 76) schließt sich der übrige Mitteldarm in Gestalt von zwei Zellreihen an, die symmetrisch liegen. Diese Doppelreihe trifft jedoch nicht gerade auf den Vorderdarm, sondern biegt sich etwas ventralwärts aus unter die erwähnte Vierergruppe. Wird nun dieser zweireihige Zellbogen in der Querrichtung des Tieres geschnitten, so versteht sich, daß auf manchen, vielleicht den meisten Schnitten, mehr als zwei Entodermkerne getroffen werden (vgl. Fig. 74). Natürlich ist darum die Darmanlage noch nicht mehr als zweireihig.]

Auf diesen jungen Stadien erscheint der Mitteldarm noch »in der Längsrichtung zusammengestaucht«. Seine Zellen zeigen besonders im hinteren Teil im Vergleich zu ihrer Länge eine sehr bedeutende Breite und Höhe (Fig. 74). Neuhaus hat sehr recht, wenn er betont, daß ein Urdarmlumen, wie es Goette beschreibt, sich nicht findet, dagegen trifft man einen deutlichen Raum seit ihrem Entstehen zwischen den bereits mehrfach erwähnten vier ersten Mitteldarmzellen.

Betreffend die Bedeutung dieser vier Zellen, dürfte ein Vergleich mit *Nematoxys* von Vorteil sein. Wir finden sie an der Stelle von dessen zwei ersten Mitteldarmzellen, und wenn wir annehmen, daß sie aus den diesen zwei homologen Elementen durch die in Fig. 72 dargestellte Teilung hervorgehen, so findet sich zwischen den übrigen Zellen beider Arten nach Zahl und Stellung zueinander und zu den Nachbarorganen völlige Übereinstimmung.

Auf dem vorliegenden Stadium mag noch auf den Raum hingewiesen sein, der sich stets deutlich zwischen Mitteldarm und Leibes-

wand findet, sowohl auf queren als auf sagittalen und frontalen Schnitten (vgl. Fig. 72—75 und bei NEUHAUS 6*a*[1], 7, 13—15, 23).

Aus der eben beschriebenen Anlage geht nun der definitive Mitteldarm durch Streckung hervor. Etwas ältere Stadien als das der Fig. 73 — doch auch noch nicht so alte, zeigen das folgende deutlich —, lassen die Anordnung der einzelnen Zellen klarer erkennen. Die vordere ventrale Ausbiegung der Doppelreihe verschwindet, und letztere schließt sich direkt an die vordere Vierergruppe von Zellen mit kleineren Kernen an. Die Elemente der beiden symmetrischen Reihen zeigen nur eine Andeutung von alternierender Stellung, vielmehr stehen sich die zusammengehörigen Nuclei ungefähr gerade gegenüber. Erst auf älteren Stadien tritt das Alternieren mehr hervor. Die Darmanlage wird durch die Streckung freier von den Urgeschlechtszellen, und so treffen wir jetzt über diesen stets in jeder Reihe die vierte und fünfte Zelle (in der Gesamtheit also die siebente bis zehnte, beide Male abgesehen von der vorderen Vierergruppe). Diese Zellen sind denn auch stets dementsprechend dorsoventral niedriger, später auch deutlich länger als die übrigen (vgl. Fig. 69).

Auch für die spätesten intrauterinen Stadien hat NEUHAUS recht, wenn er sagt: »Mit zunehmender Größe des Körpers findet nicht etwa eine entsprechende Vermehrung der Entodermzellen statt, sondern dieselben rücken weiter auseinander, so daß zwei Reihen alternierend aufeinander folgender Zellen entstehen. Die Zellen springen bogenförmig gegen das Lumen vor, so daß das erst kurz vor dem Freiwerden der *Rhabditis* in die Erscheinung tretende Darmlumen einen geschlängelten Verlauf zeigt.« Hierzu möchte ich bemerken, daß das Lumen denn doch beträchtlich früher entsteht als NEUHAUS angibt. Schon auf dem Stadium, wo der Wurm beginnt den dritten Schenkel zu bilden, ist es als feiner Spalt zwischen beiden Entodermreihen sichtbar (vgl. Fig. 78). Ferner zeigt die Schlängelung einen sehr verschiedenen Charakter. Im ersten Falle entspricht sie völlig der bei *Cucullanus* beschriebenen gestreckten Zickzacklinie, wobei auf

[1] In bezug auf Fig. 6*b* bei NEUHAUS ist zu sagen, daß die vor den Urgeschlechtszellen bis zum Oesophagus gelegenen Elemente nur zum Teil vom dorsalen Schnitt in diesen herabragende Mitteldarmzellen sein dürften, zum andern Teil dagegen dem kleinzelligen ventralen Material zuzurechnen sind. Dagegen dürften die letzten in der Verlängerung des Mitteldarmes dunkelblau eingetragenen Blastomeren besser hellblau sein. Wenigstens ist es mir nie gelungen dorsal von den Mitteldarmzellen zwischen ihnen und den Ectodermzellen auf diesem Stadium andre Elemente aufzufinden.

jeden Zellkern ein Winkel kommt, etwa Fig. 69. Im zweiten Fall zeigt sich bedeutendere Schlängelung mit steileren Kurven, von denen manchmal bereits zwei auf eine Zelle kommen (Fig. 70). Im dritten Falle gewinnen wir den Eindruck, als ob die einzelnen Zellen mit oft verzweigten Zotten, von denen an jeder Zelle zwei große auffallen, in das Lumen vorsprängen. Wie jedoch der Schnitt Fig. 81 zeigt, handelt es sich in der Tat nicht um Zotten, sondern das noch immer in der transversalen Dimension viel ausgedehntere (bandförmige) Darmlumen schneidet aus den Zellen leistenartige Vorsprünge aus, die in der Seitenansicht das Bild von Zotten vortäuschen. Es läßt sich die starke Schlängelung des Lumens auch auf Querschnitten deutlich erkennen, vgl. Fig. 79 *c*. Mag auch der Contractionszustand des Wurmes von Bedeutung bei dieser Erscheinung sein, so spricht doch der Umstand, daß die kürzeren jungen Embryonen stets den geringsten Grad von Schlängelung zeigen, während man sie in den langen fast erwachsenen und erwachsenen Embryonen stets kräftig ausgebildet trifft, dafür, daß hier eine physiologische Einrichtung sich mit dem Heranreifen des jungen Organismus mehr und mehr vervollkommnet.

Der Kern der Mitteldarmzellen liegt auf diesem Stadium meist an der Basis der stärksten vorspringenden Leiste. Was seine feinere Struktur betrifft, so ist zu bemerken, daß er mit dem Heranreifen der Larve dunkler wird. Er ist auf Stadien wie Fig. 77 durch seine Färbung kaum von den Geschlechtskernen zu unterscheiden. Sein Nucleolus hat sich bedeutend vergrößert, wie ein Vergleich etwa von Fig. 80 und Fig. 74 oder 77 leicht erkennen läßt. Auch hierin besteht größte Ähnlichkeit mit den Genitalnuclei. Endlich hat sich auch das Plasma beider Zellarten in gleicher Richtung insofern verändert, als auch das der Mitteldarmzellen viel dunkler geworden ist. Immerhin erreicht es die Tinktionsfähigkeit der Geschlechtsanlage nicht annähernd, und der Unterschied junger und alter Stadien ist bei weitem nicht so groß wie bei *Nematoxys ornatus*.

Noch ein andrer Punkt unterscheidet das Plasma der Darmzellen von dem der Geschlechtsanlage. Während dieses sich wie auch beim erwachsenen Tiere der andern Generation stets völlig gleichmäßig färbt, läßt sich bei jenem eine gewisse Struktur erkennen. Wie bei allen Nematoden liegt der Kern der Mitteldarmzelle an der Wand nach der symmetrischen Zellreihe zu, etwa in ihrer Mitte. Von hier aus strahlen wie bei *Nematoxys* Stränge dunkleren Plasmas in die Zelle aus. Dieser Umstand ist insofern besonders günstig, als so auf

Schnitten die Stelle dunkelsten Plasmas den Ort bezeichnet, wo man das Darmlumen zu suchen hat, und dieses sich in der dunkeln Umgebung besonders gut abhebt.

Endlich ist noch eine Differenzierung zu erwähnen. An völlig erwachsenen Embryonen bemerkt man an der Innenseite der Darmzellen gegen das Lumen zu eine deutliche cuticulaartige Differenzierung, die auf dem Querschnitt als Ring das Lumen umgibt. Ob es sich hier um eine Cuticula, Stäbchensaum oder etwas andres handelt, konnte ich bei der Kleinheit der Verhältnisse nicht ermitteln.

Endlich müssen wir noch, wie es unsre Gewohnheit ist, die Beziehungen des Mitteldarmes zur Leibeswand usw. erwähnen. Daß die Lage der einzelnen Zellen gegenüber der Genitalanlage noch dieselbe ist wie auf ganz jungen Stadien, lehrt Fig. 69. Im übrigen finden wir die entsprechenden Verhältnisse wie bei den übrigen Formen. Auf jungen Stadien liegt im Frontalschnitt, zwischen Mitteldarm und der großkernigen äußersten Zellenschicht jederseits noch eine kontinuierliche Reihe Zellen, sie fehlt hier auf älteren Stadien. Umgekehrt zeigt Fig. 74 für jüngere Stadien keine kleinen Kerne über dem Mitteldarm. Sie finden sich in etwas älteren Embryonen. Die Entstehung dieser Verhältnisse wird wie sonst im letzten Abschnitte ihre Erledigung finden.

Stomatodäum und Proctodäum.

Daß ich auch bei dieser Art Vorder- und Enddarm nicht bespreche erklärt sich aus der besonderen Schwierigkeit der Beobachtung an diesen Körpergegenden. Ich teile hier nur kurz mit, daß ich mich an einigen Embryonen überzeugt habe, daß auch bei ihnen im Vorderdarm die Kerne stets typisch dieselben sind.

Da mir jedoch eine Übereinstimmung mit den bei *Cucullanus* erhobenen Befunden nicht ins Auge sprang, würde bei eingehenderer Besprechung ein Vergleich beider Arten wünschenswert gewesen sein, was wiederum eine genaue Untersuchung des Nematodenoesophagus überhaupt vernotwendigt hätte. An diese möchte ich aber meine Zeit nicht wenden, da bereits andre Forscher uns eine eingehende Besprechung dieses Organs verheißen haben.

Ectoderm und Mesoderm.

Die Bildung der Leibeswand spielt sich wie bei den andern Nematoden ab. Fig. 65 zeigt die sechs Dorsalreihen, immerhin in schon recht geschwollenem Zustand an einem Totalpräparat. Die Bildung

der unpaaren Mittelreihe, die genau wie bei *Cucullanus* und *Nematoxys* verläuft, zeigen Fig. 66 und 67, und zwar Fig. 66 ein Stadium, in dem alle Kerne mediodorsal liegen. Wir erkennen, daß dieser Vorgang hinten eher sich vollzieht als vorn. So würden wir auch an einem wenig älteren Stadium hinten die Kerne fast an ihren Platz gelangt sehen, dagegen vor der kleinen Zelle *b* und *β* noch in der Rückenmitte. Erst Fig. 67 zeigt auch die drei nächstvorderen Nuclei an ihren definitiven Ort verschoben. Wir sehen hier auch noch die andern vier Reihen, wenigstens teilweise und erkennen, wie die ursprünglich seitlich gelegenen mehr und mehr nach abwärts rücken. Bei wenig älteren Embryonen ist dann die Ventralreihe vom Rücken aus nicht mehr sichtbar.

Interessant ist es auf diesen Figuren die Verhältnisse im vorderen Körperteil zu verfolgen. Wenn auch nicht so deutlich wie bei *Nematoxys* so sehen wir doch auch hier besonders vorn die großen Zellen nicht in geschlossenen Reihen auftreten, sondern erst nach und nach, andre Elemente in die Tiefe drängend, sich zu einheitlicher Schicht zusammenfügen. Sind dann endlich auch die ventralen Zellen beider Seiten zur Berührung gelangt, so ist dieser Vorgang abgeschlossen, und ein wenig älteres Stadium zeigt uns in der Seitenansicht bereits die gewohnten Verhältnisse und beiderseits schon die kleinzelligen Reihen (Fig. 68).

Betrachten wir die Schnitte, so illustrieren auch diese den ganzen Vorgang mit größter Deutlichkeit. In Fig. 75 ist die Verschmelzung der Mittelreihen bereits vollendet, dagegen die ventrale kleinzellige Rinne noch deutlich erhalten. Über ihren obersten Elementen treffen wir die Kerne der Dorsalreihe. Etwas jüngere Verhältnisse zeigt uns in dieser Beziehung noch Fig. 72, in der der Dorsalkern fast in der Mitte seines Feldes liegt, also sich gerade auf der Überwanderung befindet. Die Zellen der Ventralreihen liegen noch weit auseinander, das kleinzellige Material der Bauchseite daher noch frei zutage. Die Figurenfolge 75—78 zeigt nun einerseits deutlich die Annäherung der Ventralzellen aneinander und ihren endlichen Zusammenschluß, anderseits die Ablösung der dorsalen kleinzelligen Streifen von der ventralen Rinne und das Überwandern der großen Dorsalkerne in die Seitenfelder. Da dieser Vorgang schon dreimal mehr oder weniger ausführlich besprochen wurde, verzichten wir hier wohl auf eine genaue Erörterung und beschränken uns auf eine kurze Figurenerklärung, der wir einige kurze Anmerkungen zu der Neuhausschen Arbeit anschließen werden.

Fig. 75 und 76 sind Schnitte durch die Gegend vor den Geschlechtszellen und zwar Fig. 76 durch die vorderste (Vierer-) Gruppe des Mitteldarmes. Die andern Querschnitte sind durch die Genitalregion geführt. Auch die Frontal- und Sagittalschnitte zeigen uns die gewohnten Bilder. Schnitt 72 von einem jungen Embryo läßt jederseits vom Darm noch die Reihe der kleinen Zellen erkennen, den seitlichen Teil der kleinzelligen Rinne. Später sind diese Zellen nach oben gestiegen. So fehlen sie dann auf Schnitt 73 zwischen Mitteldarm und Leibeswand. Die Figur stellt einen Schnitt durch den vorderen Teil eines Stadium II dar, der frontal von oberhalb der Mundöffnung etwas schräg nach hinten unten geführt ist. Er verläuft dementsprechend vorn mehr dorsal durch den Darm (durch das obere Zellpaar der Vierergruppe), in der Mitte mehr ventral.

Genau dem Gesagten entsprechend zeigt Fig. 74 als Sagittalschnitt durch ein junges Stadium überhaupt keine Kerne über den Mitteldarmzellen, wie das unserm Befund an den andern Arten ja auch durchaus entspricht. Entsprechende Schnitte durch ältere Stadien würden über dem Mitteldarm die kleinen Zellen der Muskelbänder aufweisen.

Gehen wir nun zu Neuhaus. Wir haben zunächst die Querschnitte Fig. 5*b*, 5*c* und 8 zu besprechen als Schnitte durch den entodermhaltigen, mittleren Körperteil. Bei Fig. 5 als einem sehr jungen Stadium haben wir noch sechs Reihen großer dorsaler Zellen, wie dies besonders in 5*c* deutlich hervortritt. Schon die Gesamtform des Schnittes zeigt, daß er nicht genau quer geraten ist. Das beweist in Fig. 5*b* auch die Entomerenzahl im Vergleich mit Fig. 7. Es ist daher nicht wunderbar daß in Fig. 5*b* die großen Ectodermzellen in der Zahl von acht getroffen sind. In Fig. 8 sehen wir wieder deutlich, daß die dorsalen Zellen größer sind. Auch dies zeigt als junges Stadium noch die paarige Dorsalreihe und die unaufgelöste kleinzellige Rinne. Über Fig. 6*a* im Vergleich mit unsrer Fig. 72 brauche ich wohl nichts mehr zu sagen. Daß unten schon kleinzelliges Material getroffen ist, dürfte an der Schnittrichtung liegen. Übrigens sind auch die Kerne der ventralen Rinne ihrer Größe nach vor ihrer letzten Teilung, wie ja auch teilweise in unsrer Fig. 72. Dagegen habe ich gegen die Farbengebung in Fig. 6*b* doch große Bedenken. Nach der Beschreibung, die wir oben von der Mitteldarmanlage gegeben haben, ist es ausgeschlossen, daß die hellblau dargestellten Zellen entodermal sind. Sie gehören größtenteils der Rinne an, wären also zum Teil dunkelblau, größtenteils sogar gelb zu geben.

Fig. 7 zeigt ein sehr junges Stadium, jünger als unsre Fig. 74. Dementsprechend sind die Dorsalreihen noch nicht ausgewandert und man sieht deutlich, daß die Differenzierung der großen Zellreihen hinten zuerst am stärksten ist. Die dunkelblaue Einzeichnung der Elemente unter dem Mitteldarm entspricht unsrer Auffassung nicht. Die Fig. 13, 14 und 15 sind optische Schnitte. 14 und 15 machen uns auch keine Schwierigkeit. Wir sehen hier deutlich die Muskelkerne dorsal vom Darm gelegen, wenn auch nicht alle eingezeichnet sind. In Fig. 14 sehen wir weniger Muskelkerne, wohl weil bei dem jüngeren Stadium die Kerne eben noch nicht so weit medianwärts verschoben sind, um in einem Sagittalschnitt durch das Entoderm alle sichtbar zu werden. Fig. 13 dagegen macht mir Schwierigkeit; denn wenn auch die stark zweireihige Anordnung der Mitteldarmzellen, bei einem so jugendlichen Stadium für einen beträchtlichen Einschlag frontaler Richtung spricht, so genügt das doch nicht um das Bild zu erklären.

Die Auffassung aller dieser Figuren ist jedoch eine völlig von der unsrigen abweichende. Die großen Ectodermkerne sind offenbar übersehen, die kleinen Kerne aber als solche gedeutet worden. Daher überrascht uns denn nachher auch mit einem Male die Muskulatur, ohne daß wir recht wissen, wo sie eigentlich herkommt, wenigstens im mittleren Körperteil, dem offenbar keiner der den Fig. 18 bis 24*b* zugrunde liegenden Schnitte angehört. So sind auch in Fig. 27 die schmalen langgestreckten Kerne nicht als Muskelkerne gedeutet, sondern als degenerierende Ectodermkerne.

Zellanordnung im Ectoderm.

Nach diesem Exkurs wenden wir uns wieder der näheren Zellanordnung zu und beginnen mit den Längslinien Fig. 68. Die Verhältnisse liegen hier fast genau wie bei den andern bisher beschriebenen Formen. Wir finden drei Kernreihen. In den beiden lateralen und ventralen liegen die Kerne symmetrisch, in der Dorsalreihe alternierend. Dadurch haben wir wieder eine Seite auf der die Kerne der Dorsalreihe über denen der Ventralreihe und eine wo sie über denen der Lateralreihe stehen (also Schema *a* und *b* wie bei *Cucullanus*). Ersteres ist stets auf der linken, letzteres auf der rechten Seite der Fall. Allerdings sind diese Verhältnisse auch hier wieder nicht so deutlich, da die Dorsalkerne nicht in der Mitte der seitlichen Zellgrenze liegen. Bezeichnen wir nun wieder die vorderste Lateralzelle als l_{10}, so treffen wir zwischen l_5 und $_6$ einen kleinen Kern,

hinter l_1 findet sich dann eine Lücke, wo wir wie bei *Nematoxys* die Zelle l_0 der *Cucullanus*-Larve vermissen. Endlich findet sich dicht vor dem Schwanzende noch eine paarige Lateralzelle. In den Ventralreihen liegen jederseits die Kerne g_{10-8} medioventral ziemlich dicht hintereinander. Dann folgen die Zellen g_{7-0} jede hinter der gleichzifferigen Lateralzelle gelegen, nur natürlich g_0 nicht, da wir l_0 vermissen. Auch in der Dorsalreihe finden wir Abweichung von *Cucullanus* und Übereinstimmung mit *Pseudalius* und *Nematoxys*. Es liegen nämlich nur die ersten sieben Kerne mediodorsal, Kern 20 bis 14. Der erste im Seitenfelde gelegene Dorsalkern ist also d_{13} und zwar liegt er rechts wie alle d-Kerne mit ungeradem Index, während die Kerne mit geradem Index sich über den Ventralkernen, also links finden[1]. Über dem kleinen Kern β liegt also d_{10}, wie bei allen andern Formen. Die sieben vordersten Kerne liegen nun auch auf ihrer Strecke nicht gleichmäßig verteilt, sondern der erste liegt unmittelbar an der Mundöffnung bei jungen Stadien. Es folgen dann nach einer kurzen Lücke dicht gedrängt die nächsten vier, so daß es oft selbst mit starken Vergrößerungen schwer ist sie alle zu erkennen. Dann treffen wir eine auffallende Lücke und nun folgen noch zwei mediodorsale Kerne, die zwar auch einander nahe stehen, jedoch ohne irgend wie den Eindruck bedrängenden Raummangels zu machen. Dieselbe Kernanordnung kann man ja auch bei *Nematoxys* und *Cucullanus* (Fig. 13) finden und hier wie dort bleibt sie durch alle Stadien erhalten. Hinter der 22. Dorsalzelle d_{-1} und den Zellen g_0, γ_0, l_{-1} und λ_{-1} bilden wieder vier unpaare Zellen den Abschluß.

Auch die Beziehungen der inneren Organe zum Ectoderm sind insofern dieselben, als sich die Afteröffnung zwischen g_1 und γ_1 findet. Die heranwachsende Geschlechtsanlage breitet sich natürlich später zwischen mehrere Ectodermzellen aus.

Die Kerne der Seitenfelder gehören auch hier zu den größten des Embryo, trotz der Mitteldarm- und Geschlechtskerne. Dabei sind

[1] Dies Gesetz, daß die Dorsalkerne mit geradem Index links, die mit ungeradem rechts stehen, habe ich fast überall bestätigt gefunden. Dagegen war die Stellung der letzteren über den Lateralkernen und die der ersteren über deren Zwischenräumen oft undeutlich, schien sogar manchmal bei *Nematoxys* dem umgekehrten Verhalten Platz zu machen (vgl. Fig. 57 *a*). Doch muß ich bemerken, daß bei der Undeutlichkeit der Zellgrenzen wohl ein Fehler untergelaufen sein kann, daß die Zellgrenzen möglicherweise weit schräger nach vorn unten verlaufen. Immerhin erscheint mir auch die Lage der Dorsal- zu den Lateral- und Ventralkernen, wie sie oben angegeben wurde, die normale zu sein. Über die vorkommenden Varietäten siehe unten.

aber wieder wie bei *Nematoxys* die Kerne der Lateralreihe beträchtlich größer als die der Dorsal- und Ventralreihen, die untereinander gleich sind. In den Kernen finden sich sehr große Nucleoli. Das Chromatin ist fein verteilt. In den Zellen findet sich das Plasma in der Nähe der Kerne verdichtet, genau wie bei *Cucullanus.*

Was nun die Muskulatur betrifft, so sehen wir mit der Streckung der einzelnen Elemente ein Aufstreben peripheriewärts Hand in Hand gehen (vgl. die Schnitte). Es bilden sich dieselben vier Bänder aus wie bei allen bisher beschriebenen Nematoden und in denselben können wir genau wie bei *Pseudalius* und *Nematoxys* die meromyare Anordnung deutlich erkennen. Dieselbe stimmt sogar in allen Einzelheiten mit der jener beiden Formen überein, wie sie bei *Nematoxys* eingehend geschildert wurde.

Die Kerne sind kleiner als die der großen Zellen, mit deutlichem Nucleolus versehen und meist auf späteren Stadien entsprechend der Längsachse des Tieres gestreckt.

Auf den Schnittbildern können wir, da ich auch hier keine vollständige Serie gebe, uns nur davon überzeugen, daß die Zellanordnung in ihren Grundzügen dieselbe bleibt wie auf jüngeren Stadien. Wir finden nur dieselben Abweichungen wie bei den übrigen Formen, die deutlichere Isolierung der einzelnen Organe und die durch die Streckung bedingte relative Kernarmut der Schnitte. So zeigen uns die Schnitte Fig. 79 auf dem ersten Schnitt zwei Dorsalkerne und einen angeschnittenen Lateralkern, auf dem zweiten den Hauptteil des letztgenannten Nucleus und erst auf dem dritten den gegenüberliegenden Lateralkern und zwei Ventralkerne sowie wieder einen Dorsalkern. Auch treffen wir nicht in jedem Muskelfeld auf jedem Schnitt einen Kern und gar im Mitteldarm nur einen einzigen Nucleus auf der ganzen Strecke. Unter dem Mitteldarm finden wir hier den Anfang der Genitalanlage.

Fassen wir die Tatsachen, die jetzt ermittelt sind, noch einmal zusammen und zwar

1) das von andern und uns über die Furchung Ermittelte.

a) Die Furchung stimmt bei allen bisher daraufhin untersuchten Nematoden bis ins Detail überein.

b) Unter den Blastomeren lassen sich schon sehr früh organbildende Bezirke oder Zellen erkennen und zwar bereits vom achtzelligen Stadium an.

c) Die Furchung führt zur Bildung eines Zellmaterials von etwa 450—500 Elementen. Es folgt dann eine Pause, in der Zellteilungen kaum wahrgenommen werden.

d) Durch Umlagerung (Gastrulation der Autoren), die während oder erst nach der Furchung sich vollziehen kann, wird dies Material so angeordnet, daß die Darmanlage von der äußersten Zellschicht noch durch eine dorsal offene ebenfalls einschichtige Zellrinne getrennt wird.

2) Über die Organogenese konnten wir das Folgende ermitteln.

a) Es geht das definitive Epithel der Körperoberfläche nur aus sechs Längsreihen von Zellen hervor, die im mittleren und hinteren Teil des Dorsum gelegen sind. Eine Zellvermehrung findet dabei nicht statt.

b) Die Zellkörper und Kerne dieser Zellen rücken in die Längslinien, besonders in die Seitenfelder.

c) Außer den ventralen und vordersten Zellen der ursprünglichen äußeren Körperbedeckung werden bei der Ausbildung des definitiven Epithels noch einzelne Zellen in die Tiefe verschoben, die dem Bereiche der epithelbildenden Zellen angehören.

d) Aus den beiden seitlichen Teilen der Rinne differenzieren sich die vier Muskelbänder, dabei steigen die dorsalen unter den Epithelkernen hindurch auf den Darm. Die Anordnung der Muskulatur der jungen Larve ist meromyar.

3) Es zeigt sich eine hochgradig determinierte Entwicklung.

a) Es entsteht eine Larve, die in allen bisher untersuchten Organen die Zellen in für alle Individuen genau gleicher Zahl und Anordnung zeigt.

b) Diese Anordnung stimmt in einigen Organen auch bei verschiedenen Arten annähernd überein.

Rostock, im Juli 1906.

Literaturverzeichnis

gebe ich hier nicht (vgl. das des I. Teiles, Bd. LXXXI), ein ausführlicheres wird am Schlusse des embryologischen Teiles folgen.

Erklärung der Abbildungen.

Betreffend die Zeichenerklärung siehe den ersten Teil der Arbeit Bd. LXXXI.

Tafel I.

Pseudalius minor. Vergr. 880/1.

Fig. 35 u. 36 Sublimat, Alaunkarmin. Fig. 37—49 Sublimat, Hämalaun.

Fig. 35. Die Kerne der Leibeswand im mittleren Teile eines jungen Embryo. *a*, von links spiegelbildlich, *b*, von rechts. Die medialen Kerne jedes Muskelbandes und die Kerne der ventralen Mittellinie sind nur mit dem Kontur gegeben. Eingetragen sind ferner die Dorsal- und Ventralkerne des Vorderendes in *a*; in *a* und *b* die Ectodermkerne des Hinterendes, in *a* (auspunktiert) die Zellen und Kerne der linken Mitteldarmreihe und die linke Urgeschlechtszelle.

Fig. 36. Kerne der Leibeswand im mittleren und hinteren Körperteil vom Rücken. Von den Ectodermkernen sind die der Dorsalreihen voll eingezeichnet, in denen der Lateralreihen ist nur das gröbere Chromatin eingezeichnet, von den Ventralkernen ist nur der Kontur gegeben.

Fig. 37. Sagittalschnitt durch ein der Fig. 35 entsprechendes Stadium.

Fig. 38. Frontalschnitt durch ein ganz junges Stadium.

Fig. 39. Frontalschnitt durch den mittleren Körperteil eines etwa Fig. 35 entsprechenden Embryo.

Fig. 40. Sagittalschnitt durch einen Embryo, der mit Fig. 38 im Alter übereinstimmt.

Fig. 41. Frontalschnitt (Tangentialschnitt) durch die Stelle stärkster Krümmung eines im Alter Fig. 36 entsprechenden Embryo.

Fig. 42. Querschnitt durch ein jüngeres Stadium als das der Fig. 38. Die punktierten Kerne liegen in andrer optischer Ebene.

Fig. 43. Querschnitt durch ein mit Fig. 38 gleichalteriges Stadium, die punktiert gegebenen Kerne liegen in andrer optischer Ebene als die ausgeführten.

Fig. 44. Querschnitt durch die Gegend der Urgeschlechtszellen eines wenig älteren Stadiums.

Fig. 45. Querschnitt durch einen Embryo vor Vereinigung der Ventralreihen.

Fig. 46. Querschnitt durch ein wenig älteres Stadium (etwas jünger als das der Fig. 35).

Fig. 47. Querschnitte durch einen etwas älteren Embryo als der Fig. 35 Stadium II). *a*, Schnitt durch die Urgeschlechtszellen; *b*, Schnitt durch die Excretionszelle.

Fig. 48. Querschnitt durch ein Stadium III.

Fig. 49. Querschnitt durch ein Stadium IV. *a*, sämtliche in einen Schnitt fallende Bilder; *b*, Schnitt durch die Urgeschlechtszellen.

Cucullanus elegans, Fig. 50 u. 51. Vergr. 1100/1.

Fig. 50. Embryo von der Rückseite nach der IX. Hauptfurchung vor Beginn der X. Essigsäure, Alaunkarmin.

Fig. 51*a*. Embryo während der X. Hauptfurchung (Beginn). Ebenso.

Fig. 51*b*. Embryo gegen Ende der X. Hauptfurchung. Ebenso.

Tafel II.

Nematoxys ornatus, Fig. 52—64. Vergr. 420/1.
Sublimat, Hämalaun.
Fig. 52—58 Totalpräparate.

Fig. 52. Embryo im ersten Beginn der Verschmelzung der Dorsalreihen. Spiegelbild der Dorsalansicht, rot Kerne der Unterseite, die zu den Dorsalreihen gehören.

Fig. 53. Die gleiche Ansicht eines wenig älteren Stadium.

Fig. 54. Spiegelbild der Rückseite eines Embryo bei fast vollzogener Vereinigung der Dorsalreihen.

Fig. 55. Ein gleiches Stadium von der rechten Seite.

Fig. 56. Embryo bei fast beendeter Umwachsung des kleinzelligen Materials durch die großen Zellen. Dorsalansicht spiegelbildlich. Ein Frontalschnitt ist rot eingetragen.

Fig. 57*a*. Die Kerne der Leibeswand eines Embryo nach Vollendung der Umwachsung. Die Kerne der rechten Seite sind rot eingetragen. Die Muskelkerne des Vorderendes und des rechten subventralen Streifens sind nicht gezeichnet, ebensowenig die Kerne des Ectoderms auf der rechten Seite des Schwanzes. Fig. 57*b*. Optischer Medianschnitt durch dasselbe Objekt. Im Vorderende sind die Organe nur angedeutet.

Fig. 58. Embryo des Stadium II. Kerne der rechten Seite der Leibeswand. Die Kerne des ventralen Muskelfeldes sind nicht eingetragen. Im dorsalen sind die Muskelkerne der medialen Zellreihe nur mit der Kontur wiedergegeben.

Fig. 59—64 Schnitte.

Fig. 59. Medianschnitt durch ein etwa mit Fig. 53 gleichalteriges Stadium. Alle Kerne des Mitteldarmes sind in den Schnitt projiziert. Die Kerne der inneren Organe im Vorderende halb schematisch.

Fig. 60. Frontalschnitt durch die Gegend der Urgeschlechtszellen bei einem etwa gleichalterigen Embryo. Unten ist eine ventrale Region des Vorderendes mit getroffen.

Fig. 61. Querschnitt durch ein etwa Fig. 56 entsprechendes Stadium. Gegend der Urgeschlechtszellen.

Fig. 62. Querschnitt durch ein fast mit Fig. 58 gleichalteriges Stadium.

Fig. 63. Querschnitt durch einen Embryo, der sich zum drittenmal einzukrümmen beginnt.

Fig. 64. Querschnitt durch ein Stadium IV. Alle vier Durchschnitte. Reihenfolge von vorn nach hinten wie die Größe.

Fig. 82 siehe unter Tafel III.

Tafel III.

Rhabdonema nigrovenosum. Vergr. 680/1.
Sublimat, Hämalaun.
Fig. 65—71 Totalpräparate.

Fig. 65. Embryo vor Beginn der Verschmelzung der Dorsalreihen vom Rücken.

Fig. 66. Gleiche Ansicht eines Embryo während dieses Vorganges.

Fig. 67. Spiegelbild der Dorsalansicht eines Embryo nach fast beendigtem Vorgang der Umwachsung.

Fig. 68. Etwas älterer Embryo von der rechten Seite. Kerne der Leibeswand (die der linken Seite rot). Von den Muskelkernen sind nur die des rechten dorsalen Bandes hinter dem Vorderende eingetragen. Im Vorderende sind die Ectodermkerne der linken Seite weggelassen. Die Muskelkerne der medialen Zellreihe sind nur mit der Kontur gezeichnet.

Fig. 69. Sämtliche Kerne des Mitteldarmes bei einem Embryo, der bereits frei im Uterus war. Seitenansicht.

Fig. 70, 71. Das Darmlumen zweier ausgewachsener Embryonen von der Seite.

Fig. 72—81 Schnitte.

Fig. 72. Frontalschnitt durch den Mitteldarm eines Embryo, der mit dem Objekt der Fig. 66 etwa gleichaltrig war.

Fig. 73. Gleicher Schnitt, besonders durch das Hinterende eines etwa mit Fig. 68 gleichalterigen Embryo.

Fig. 74. Fast medianer Schnitt. Embryo etwas älter als der der Fig. 72.

Fig. 75. Querschnitt eines etwa gleichalterigen Embryo.

Fig. 76. Querschnitt durch das Vorderende des Mitteldarmes bei einem etwas älteren Objekt.

Fig. 77. Querschnitt eines Embryo, der etwas älter als der der Fig. 68.

Fig. 78. Querschnitt eines Stadium II/III.

Fig. 79, 80. Drei aufeinander folgende Querschnitte fast erwachsener Embryonen.

Fig. 81. Frontalschnitt durch den Mitteldarm eines erwachsenen Embryo.

Fig. 82. Des Raumes halber auf Tafel II untergebracht. Reife Embryonen in gleicher Vergrößerung. *a. Cucullanus elegans*, *b*, *e*, *Pseudalius minor*, *d*, *Nematoxys ornatus*, *c*, *Rhabdonema nigrovenosum.*

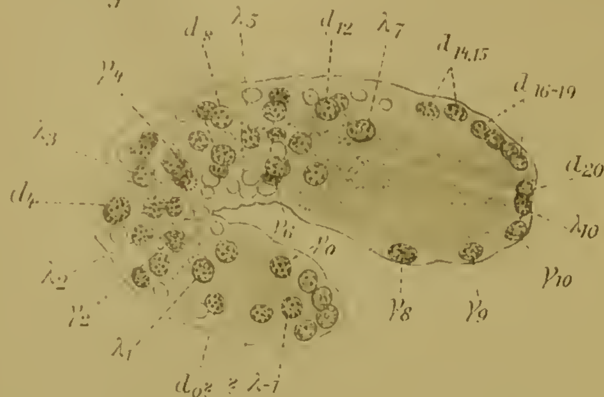

Fig. 35a


Fig. 35b


Fig. 36.

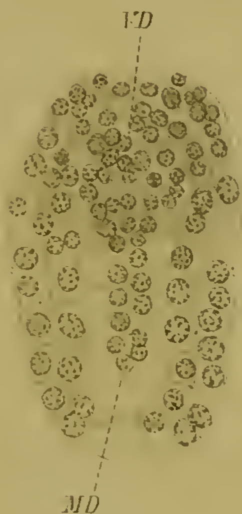
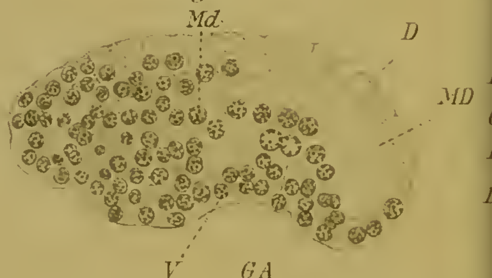
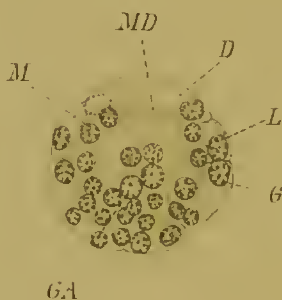
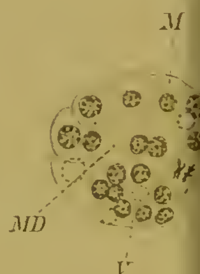
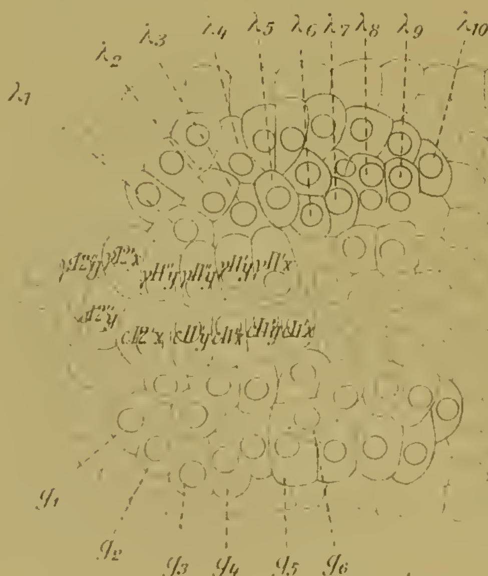

Fig. 38.
VD
MD

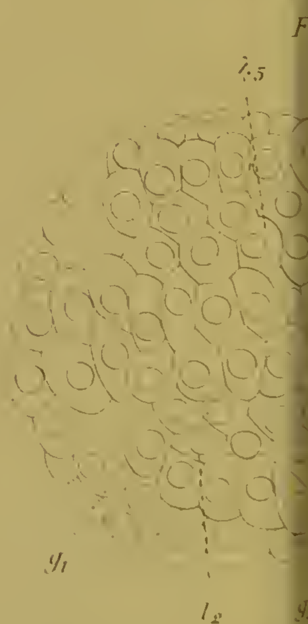

Fig. 39.
VD
MD


Fig. 40.
Md
D
MD
V
GA


Fig. 44.
MD
D
M
L
G
GA


Fig. 45.
M
MD
V


Fig. 50.



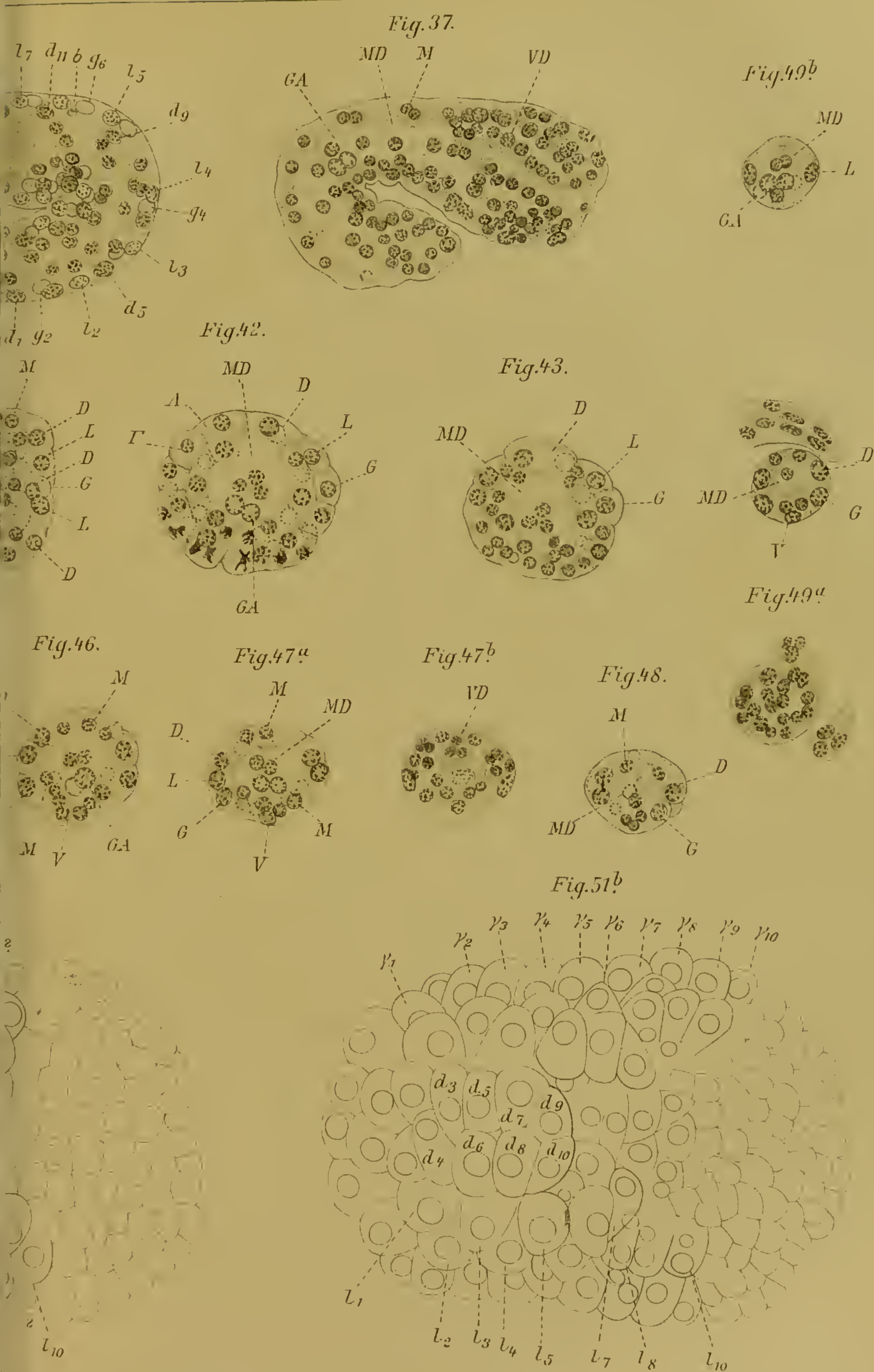

Fig. 37.
MD
M
VD
GA
Fig. 49b
MD
L
GA
l_7 d_{11} b g_6 l_5
d_9
l_4
g_4
l_3
d_5
d_1 g_2 l_2
Fig. 42.
MD
D
A
L
T
G
GA
Fig. 43.
D
L
MD
G
D
MD
G
T
Fig. 49a
Fig. 46.
M
M
V
GA
Fig. 47a
M
MD
D
L
G
V
M
Fig. 47b
VD
Fig. 48.
M
D
MD
G
Fig. 51b
γ_1 γ_2 γ_3 γ_4 γ_5 γ_6 γ_7 γ_8 γ_9 γ_{10}
d_3 d_5 d_9 d_7 d_6 d_8 d_4 d_{10}
l_1 l_2 l_3 l_4 l_5 l_7 l_8 l_{10}
l_{10}

Fig. 52.

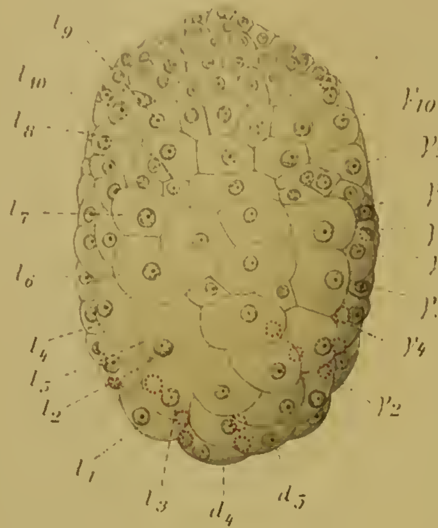


Fig. 53.



Fig. 54.

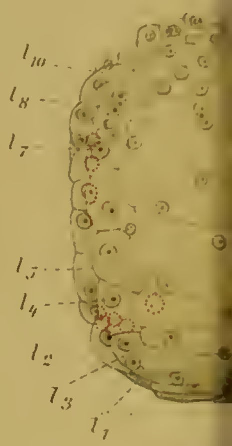


Fig. 57a

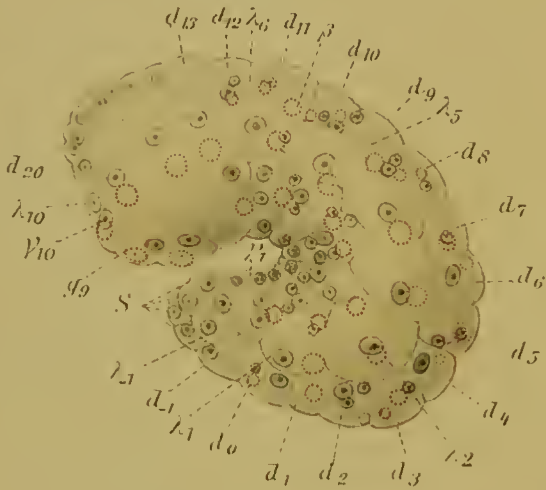


Fig. 57b

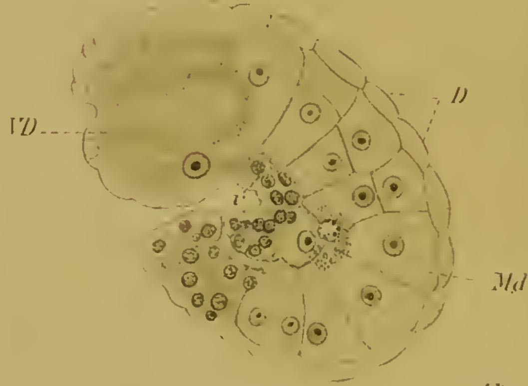


Fig. 62.

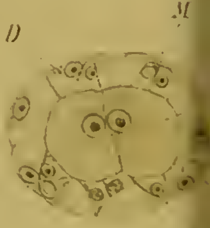


Fig. 60.



Fig. 61.

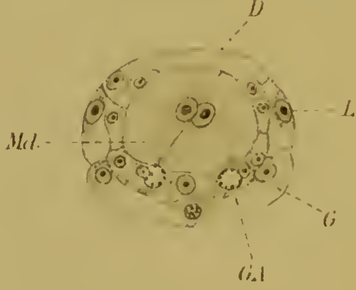


Fig. 63.



Fig. 64.

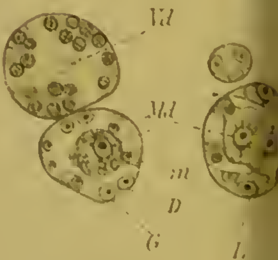


Fig. 55.

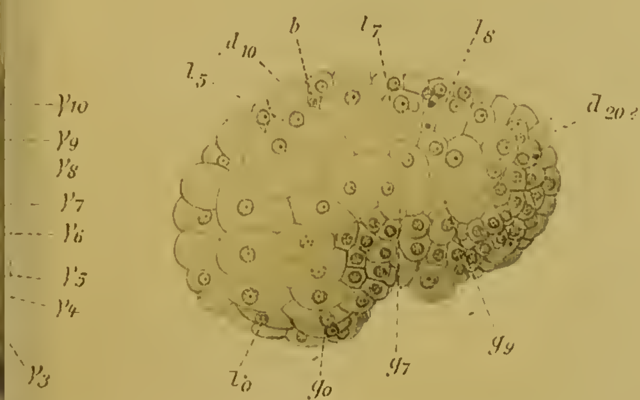


Fig. 56.

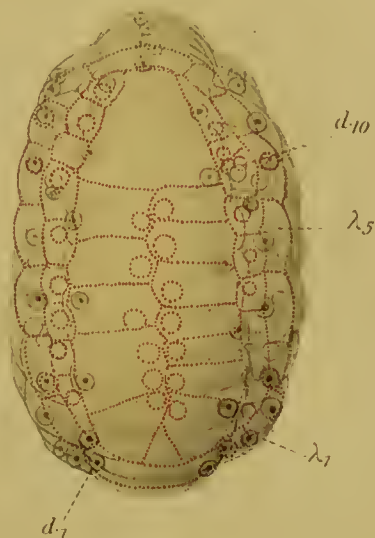


Fig. 58.

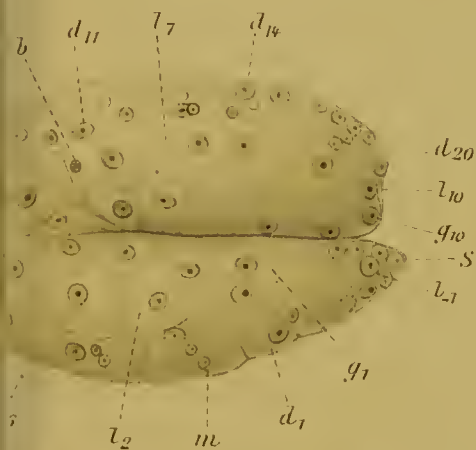


Fig. 59.

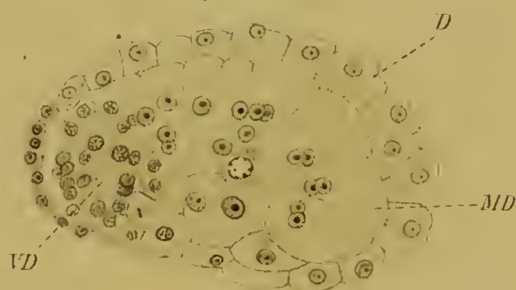


Fig. 82.



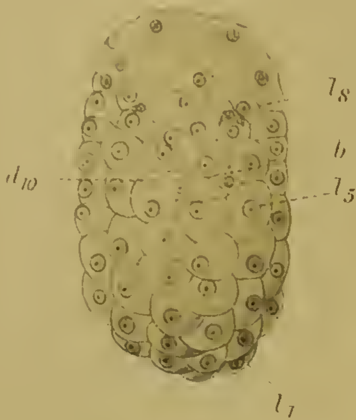


Fig. 65.

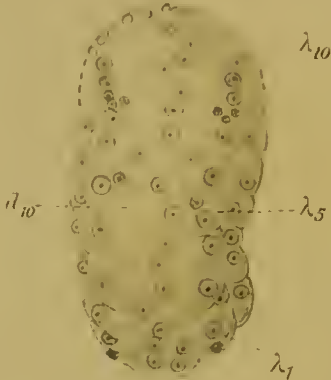


Fig. 66.

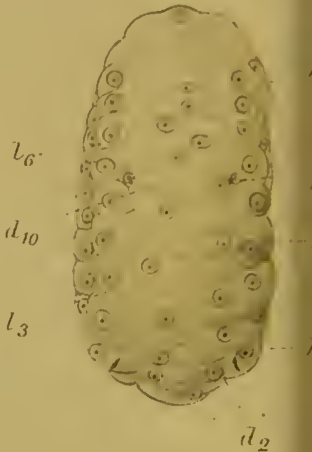


Fig. 67.


Fig. 71.



Fig. 72.



Fig. 73.

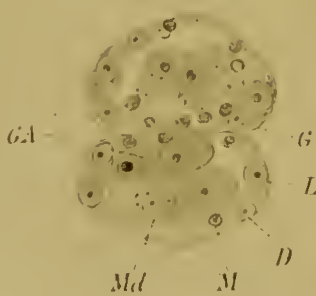


Fig. 77.

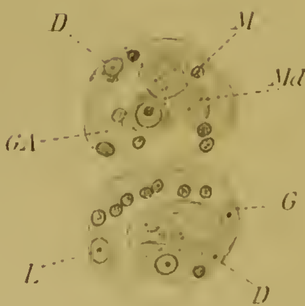


Fig. 78.

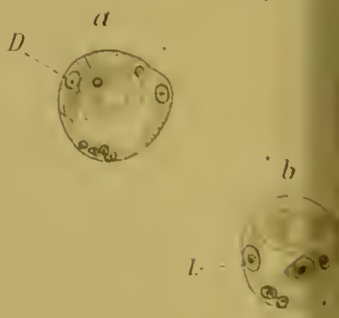
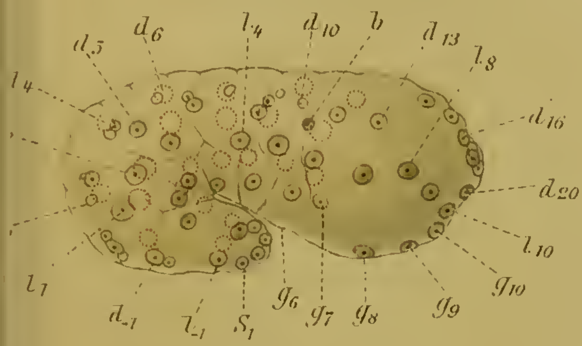


Fig. 79.


Fig. 68.
d6
l4
d10
b
d13
l8
d5
l4
d16
d20
l10
g10
l1
d-1
l-1
S1
g6
g7
g8
g9

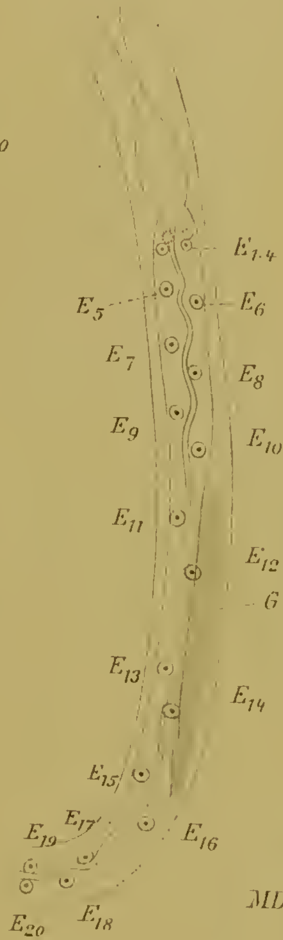
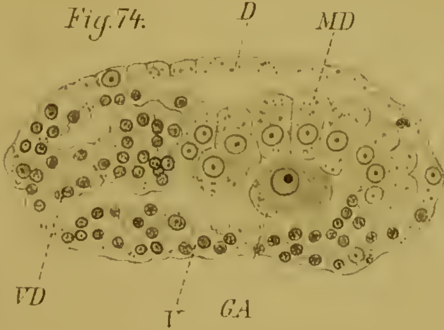
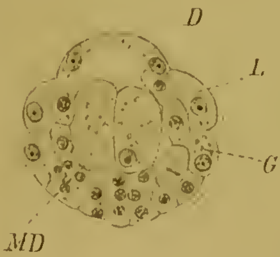
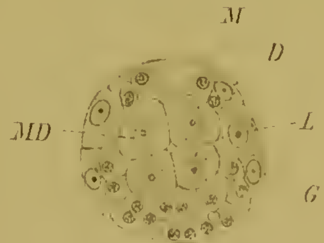
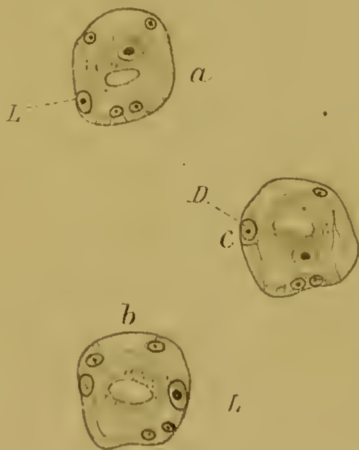

Fig. 69.
E1.4
E5
E6
E7
E8
E9
E10
E11
E12
G
E13
E14
E15
E16
E17
E19
E20
E18

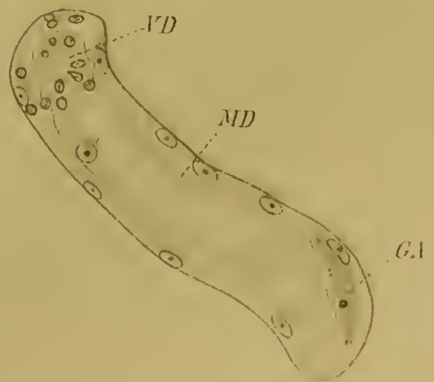

Fig. 70.


Fig. 74.
D
MD
VD
GA


Fig. 75.
D
L
G
MD


Fig. 76.
M
D
MD
L
G


Fig. 80.
a
L
D
C
b
L
M
L
G
GA


Fig. 81.
VD
MD
GA

Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden.

(Mit Bemerkungen über determinierte Entwicklung.)

Von

E. Martini.

III.

Mit 13 Figuren im Text.

Theoretische Erörterungen.

a. Über die morphologischen Hauptphasen in der Nematodenentwicklung.

An die in den vorigen Teilen möglichst rein gegebenen Tatsachen möchte ich hier einige Bemerkungen mehr oder weniger theoretischer Natur anfügen. Dabei scheint es mir wünschenswert, zunächst auf rein morphologischem Gebiete zu bleiben.

Wir überblicken in dieser Art zunächst kurz die Furchung. Dieselbe ist bei allen bisher darauf untersuchten Nematoden total und inäqual, letzteres stets insofern als einzelne inäquale Teilungen vorkommen, zu denen meist gleich die erste gehört, bei manchen Formen jedoch auch deutlich insofern, als man früh einen Pol der kleinen und der großen Blastomeren unterscheiden kann. Am deutlichsten sah ich dies bei *Nematoxys ornatus*, wo die Zelle *B* beträchtlich größer als *A*, ebenso *E* größer als *M St* ist und so weiter, so daß im allgemeinen der hintere und untere Teil der Blastula aus beträchtlich größeren Blastomeren besteht als der vordere und obere. Eine Ausnahme machen nur zeitweilig hinten unten die kleinen Zellen P_4 und *D*. Bei andern Formen, z. B. *Cucullanus*, treten diese Größendifferenzen weit weniger hervor, doch sind wenigstens die Entodermzellen stets merklich größer als die übrigen. Die Nematodenblastula ist daher eine Amphiblastula (Th. List, 1894. NB. könnte man so gut wie den von *Amphioxus* auch den Keim von *Cucullanus* usw. als Archiblastula bezeichnen).

Eine Furchungshöhle kann vorhanddn sein oder fehlen. Wir

finden sie unter den Nematoden z. B. bei *Ascaris megalocephala, Rhabdonema nigrovenosum, Nematoxys ornatus.* Sie tritt bei manchen Formen schon im zwölfzelligen Stadium auf, wo sie überhaupt zur Ausbildung kommt, dürfte dies spätestens im 16zelligen Stadium geschehen. Die Furchungshöhle fehlt bei *Cucullanus elegans* und *Pseudalius minor.* Dabei haben wir es in allen Fällen mit einer Leptoblastula, d. h. mit einer einschichtigen Anordnung der Zellen zu tun. Aus diesem Befund geht unzweifelhaft hervor, daß wir dem Vorhandensein oder Fehlen der Furchungshöhle nicht die mindeste morphologische Bedeutung beizulegen haben, da in diesem Punkt bei nächstverwandten Formen Differenzen vorkommen, ohne daß darum bei ihnen auch nur eine einzige Zellteilung verschieden verliefe oder die spätere Entwicklung bemerkbare Unterschiede böte. Verschieden ist nur die relative Tiefenausdehnung der Furchungszellen, sie nimmt zu in der Reihenfolge *Rhabdonema, Nematoxys, Pseudalius.* Demgemäß tritt bei *Rhabdonema* eine geräumige, bei *Nematoxys* nur eine schmale Furchungshöhle auf, die bald verschwindet, während sie bei ersterer Art in die primäre Leibeshöhle übergeht. — Bei *Cucullanus* fehlt die Furchungshöhle infolge der Gesamtform des Keimes. Doch auch dieser stimmt sonst Zelle für Zelle mit den übrigen Arten überein.

Als Parallele sei hier der Fall der Ascidien herangezogen, der nicht minder deutlich die Irrelevanz der Furchungshöhlenbildung für die morphologische Vergleichung erläutert. Bei ihnen bildet sich, wie bei *Nematoxys,* aus der zuerst bei der Furchung entstandenen Blastula mit kleiner Furchungshöhle durch Schwinden der letzteren eine Placula, indem sich die Zellen der animalen und vegetativen Hemisphäre in einer Fläche aneinander legen. Allerdings ist die Gesamtgestalt der Ascidienplacula oft fast kugelförmig, z. B. bei *Distaplia.* Bei andern ist sie dagegen sehr schön ausgeprägt, wenn auch nirgends so extrem wie bei *Cucullanus.* So nimmt ihre Ausbildung bei *Clavellina* bis zum 48-, bei *Ciona* bis zum mehr als 70-zelligen Stadium zu. Die Gastrulation setzt erst später ein. Überhaupt finden wir bei den Ascidien merkwürdige Analogien zu den Verhältnissen bei Nematoden.

Könnte man nun die Placula nicht auch möglicherweise als Gastrula deuten? Das scheint mir ausgeschlossen. Eine solche wird unsrer Meinung nach dadurch gekennzeichnet, daß eine ihrer Zellgruppen von der andern mehr oder weniger umschlossen wird. Eine völlig ausgebreitete Gastrula ist daher eine Contradictio in adjecto. Daraus ergibt sich, daß die Placulabildung nur eine Modifikation der Blastula,

ein prinzipieller Unterschied zwischen Sterro- und Cöloblastula daher nicht vorhanden ist.

Dieser Schluß ist durchaus nicht neu und eigentlich selbstverständlich. Eine Höhle kann nur dann prinzipielle Bedeutung haben, wenn sie eine physiologische Aufgabe hat, durch die dann auch ihr Minimum und Maximum gesetzt ist. (Übrigens ist eine derartige Leistung auch eine rein passive, bedingt durch die auf morphologischer Grundlage ruhenden physiologischen Leistungen der Wandung.) Ein Hohlraum ist sonst eben nur eine Negation, im vorliegenden Falle ein Negativ der positiv wichtigen Embryonalzellen. Es kann ihm daher nie mehr Bedeutung beigemessen werden als der Größe der letzteren, ihrer Form und der Gesamtform des Keimes, denen meist wenig Wichtigkeit für die phylogenetische Spekulation beigemessen wird. Natürlich ist damit zur Morula, bei der Zellen von jeder Berührung mit der Außenwelt abgeschnitten sind, die Embryonalanlage sich also gewissermaßen primär mehrschichtig darstellt, die Brücke noch keineswegs geschlagen.

Die Gastrulation.

Boveri sagt (1899), man könne als Beginn dieses Vorganges die erste ventrale Abflachung des Keimes auffassen, und zur Strassen steht auf demselben Standpunkt. Für die Verhältnisse bei *Ascaris* und *Rhabdonema* möchte ich mich beiden Forschern anschließen[1]. Bei *Cucullanus* sehe ich den Beginn der Gastrulation erst viel später einsetzen. Wenn wir mit Boveri (1899) die Gastrulation definieren als »den Prozeß, durch welchen gewisse Zellen, die dadurch Ento- bzw. Mesoblastzellen werden, ins Innere verlagert und von den zurückbleibenden nun als Ectoblastzellen zu bezeichnenden umschlossen werden«, so werden wir ihren Beginn erst im 354zelligen Stadium finden können. Bei letzterer Form gehen also Differenzierungsvorgänge, die bei andern Nematoden während und nach der Gastrulation ablaufen, derselben vorauf; es fangen bereits die Ectodermzellen an sich histologisch zum

[1] Es ist diese Auffassung nicht völlig einwandfrei. Dieselbe Abplattung kann nämlich bei *Cucullanus* sicher nicht als Beginn der Gastrulation sondern nur als Anfang der Placulabildung angesehen werden. Sie kommt naturgemäß noch nicht an den ersten Furchungsstadien, sondern erst später zum Ausdruck. Es muß daher jede Blastula, die in ihrer Form zur Placula neigt, auf einem jungen Furchungsstadium einen Abflachungsprozeß erkennen lassen. Da sich derselbe jedoch bei den Ascariden auf der vegetativen Seite stärker ausprägt und direkt in die zur Gastrulation führenden Bewegungen übergeht, so ist es sicher praktischer, mit den oben genannten Forschern bereits hier den Beginn der Gastrulation zu setzen.

Epithel, die Entoblasten sich zu Darmelementen umzubilden, und dann erst tritt die Einstülpung auf.

Man kann ganz allgemein fragen: Wenn bei der Gastrulation eine Zellgruppe zu Ectoblasten, die andre zu Ento- und Mesoblasten wird, verändert sich da mit ihrem Platz nur ihr Name oder wird sie wirklich etwas andres? Anders ausgedrückt: Handelt es sich hier um Selbstdifferenzierung, d. h. läßt sich die histologische Umbildung nicht nur gesondert von der Bewegung vorstellen, sondern auch als von dieser causal größtenteils unabhängig dartun, und ist der Gastrulationsbegriff daher auf die Bewegungsvorgänge zu beschränken. Dazu sei zweierlei bemerkt. Wenn auch der ursprüngliche Gastrulationsbegriff mit der Bewegungsvorstellung die der Entstehung von etwas Neuem, den Keimblättern, verband, so möchten wir bei der erwiesenermaßen vorkommenden Unabhängigkeit beider Vorgänge den Gastrulationsbegriff auf den Vorgang der Materialverlagerung beschränken. Die Keimblätter wären dann nur formell etwas Neues, nicht qualitativ. Wir können daher den Begriff der Gastrulation definieren als den Bewegungsvorgang, der das Ento- und Mesodermmaterial ins Innere einer aus Ectodermmaterial sich bildenden Hülle verschiebt, so daß der Keim dadurch qualitativ zweischichtig wird[1]. Diese Vorgänge der Gastrulation durch Bewegung würde man nun wieder einteilen können in der bekannten Weise in eine Gastrulation durch Immigration oder in aufgelöster Ordnung und eine Gastrulation in geschlossener Ordnung durch Invagination oder Epibolie. Nur die letztere Form spielt bei den Nematoden eine Rolle, und wir brauchen hier daher auf die andre nicht einzugehen.

Man kann nun den vorliegenden Bewegungsvorgang causal oder rein deskriptiv behandeln. Für die causale Betrachtung der Gastrulation kann ich selbst Material nicht beibringen, auch sonst wissen wir

---

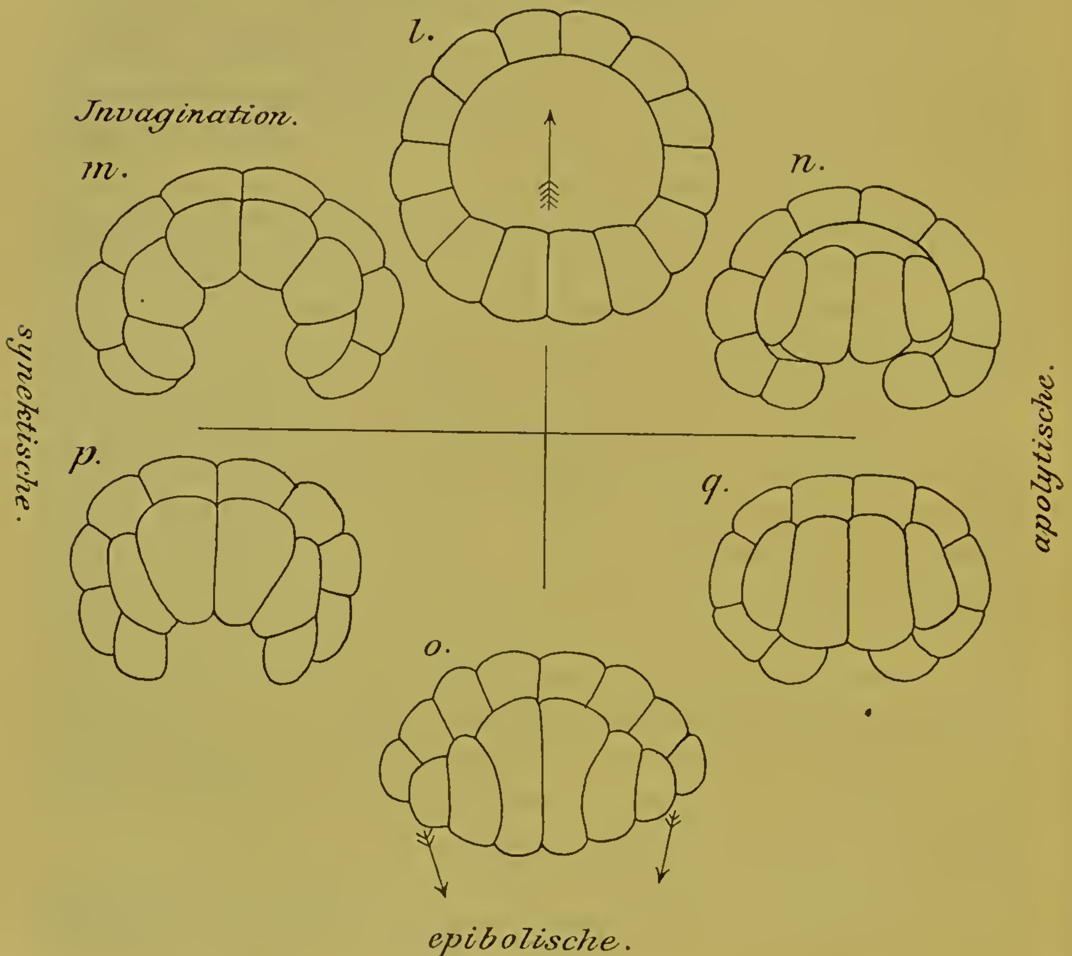
1 Diese Definition begreift offenbar den Gastrulationsprozeß nicht in sich, wie wir ihn einerseits z. B. bei *Clava squamata* (Harm 1902), anderseits bei *Geryonia* (Metschnikoff 1881) finden und als Delamination bezeichnen. Hier tritt Bewegung kaum auf, und es handelt sich nur um eine Demarkation zwischen Ecto- und Entoderm, die im einen Fall durch Zellumordnung zum Epithel, im andern durch Zellteilung vollzogen wird. Die weitere Fassung der Definition könnte man vielleicht so bilden: Die Gastrulation ist der Vorgang, der in dem vorher formell einheitlichen Keim die formelle Sonderung des qualitativ verschiedenen Zellmaterials in eine innere und äußere Schicht bewirkt, die den Primitivorganen entsprechen. Wir könnten dann eine motorische (kinetische) von einer demarkatorischen (dioristischen) Gastrulation unterscheiden. Letztere würde die beiden oben erwähnten Modifikationen der Delamination umfassen.

darüber so gut wie gar nichts. Mir scheint hier auch die Frage vorzuliegen: Selbstdifferenzierung oder abhängige Differenzierung der den Vorgang bewirkenden Zellen. Eine Antwort hierauf erfordert einen so ausgebreiteten Überblick, daß es mir nicht tunlich erscheint, sie im Anschluß an eine die nur Nematoden betreffende Arbeit zu versuchen. Durch Rhumblers Arbeit (1902) jedoch scheint sie mir keineswegs im Sinne einer abhängigen Differenzierung gelöst, wenn ich auch mit Bütschli (1876) in dem Wachstum der Ectodermplatte, allerdings nicht durch Zellvermehrung, sondern durch Volumzunahme der Elemente, bei *Cucullanus*, aber auch bei den andern Nematoden einen wichtigen Teil des Gesamtmechanismus erblicke.

Es bleibt uns also die beschreibende Behandlung der Gastrulation. Da wir dieselbe als einen Bewegungsvorgang betrachten, muß es sich dabei wenigstens um zwei Systeme oder zwei Körper handeln, die ihre räumliche Lagebeziehung zueinander verändern. Rein deskriptiv ist es dabei willkürlich, ob ich den einen oder den andern Teil als bewegt ansehe oder beide. Zur Vergleichung müßten wir nun die Bewegung auf einen ruhenden Punkt übereinstimmend beziehen, der entweder in einem der beregten Systeme liegen, oder ein Ort außerhalb beider sein könnte. Letztere Möglichkeit bietet sich uns für die Gastrulation nicht. Wir müssen daher eins der beobachteten Systeme als ruhend ansehen und könnten uns dann bei einer typischen Invagination die Sache entweder so vorstellen: Das Entoderm krümmt sich, und das Ectoderm wird darüber hinweg bewegt, wie man sich einen alten Filzhut über den Kopf zieht, oder: der ursprünglich vegetative Pol nähert sich dem animalen immer mehr. Mir erscheint es nun angemessener, den animalen Pol als festen Punkt anzusehen.

Es lassen sich dann zwei Grundverhältnisse denken. Entweder findet bei der Gastrulation eine Annäherung der Zellen des vegetativen an den animalen Pol statt, was nur möglich ist, wenn eine Furchungshöhle gebildet wurde, oder letztere fehlt, und es findet daher eine solche Annäherung nicht statt. Der erstere Vorgang wäre als embolisch zu bezeichnen, unter letzteren Verhältnissen würden wir es mit einer Epibolie zu tun haben. Die Embolie kann nun verlaufen 1) (synektisch) unter Erhaltung der ursprünglichen Kontinuität der Zellen oder 2) (apolytisch) unter Lösung derselben. Anliegende Schemata geben eine Vorstellung von beiden. Geschieht beim Fehlen der Furchungshöhle die Einhüllung des Entoderms durch Epibolie, so kann natürlich auch diese synektisch als Einfaltungsprozeß oder apolytisch als Umwachsung sich abspielen. Wenn man nun auch vielfach einen Einfaltungsprozeß,

wie er bei *Amphioxus* der Embolie folgt, mit unter den Begriff der Invagination nimmt, so daß zu dieser das embolische Moment nicht nötig wäre, so will es mir doch als praktischer erscheinen, nur die embolisch-synektische Gastrulation als Invagination zu bezeichnen. Dieselbe



Textfig. *l*—*q*.
Schemata für die Gastrulation in geschlossener Ordnung. *l*, Cöloblastula; *m*, embolisch-synektische, *n*, embolisch-apolytische Gastrulation; *o*, Placula (Sterroblastula); *p*, epibolisch-synektische, *q*, epibolisch-apolytische Gastrulation.

wäre dann meist von einem epibolischen Prozeß gefolgt, der zu Verengerung des Urmundes führt[1]. In welchem Maße beide Prozesse an

[1] Die bei superfizieller und diskoidaler Furchung sich findenden Gastrulationen sind entsprechend der systematischen Stellung der Tiergruppen, denen sie zukommen, als stark abgeleitete Abarten einfacherer embolisch-epibolischer Prozesse anzusehen und in dieser Besprechung nicht berücksichtigt.

einer Gastrulation beteiligt sind, richtet sich nach der Größe des Blastocöls.

Wie weit finden wir nun diese gedachten Bewegungen verwirklicht?

Die zweite Form, die embolisch apolytische Gastrulation, sehen wir deutlich im Querschnitt von *Ascaris* (Boveri, 1899, Fig. 28*c*). Die synektische Embolie treffen wir unter den Nematoden bei *Rhabdonema* und bei *Nematoxys*, bei welcher sie infolge der Enge der Furchungshöhle sehr bald in die epibolisch synektische Form übergeht. Diese letztgenannte Form kommt rein bei *Cucullanus* und *Pseudalius* vor. Bei *Cucullanus* erreicht die Gastrula eine beträchtliche Ähnlichkeit mit einer durch Invagination gebildeten. Nur die epibolisch apolytische Gastrulation findet sich meines Wissens bei Nematoden nicht.

Diese Sachlage lehrt, daß der Unterschied zwischen Epibolie und Invagination für die Homologisierung zweier Entwicklungsreihen nicht wichtig zu sein braucht. Stellt er sich uns doch einfach als eine Modifikation desselben Vorganges einerseits bei der Placula, anderseits bei der Cöloblastula dar und beweist seine Irrelevanz durch das mit allen Übergängen verbundene Auftreten beider Formen in einer eng verwandten Tiergruppe, deren Entwicklung sonst Zelle für Zelle übereinstimmt.

Mit dem Gastrulationsbegriff sind die Worte Urdarm und Urmund eng verbunden. Als Urdarm fassen wir die durch das Einsinken einer Zellgruppe bedingte, von außen in den Keim eindringende Höhle auf. Immerhin bleibt zweifelhaft, ob die nur im Grunde entodermal ausgekleidete, sonst streckenweise nur durch eine ectodermale Zellschicht von der Außenwelt abgegrenzte Höhle, wie sie Boveri (1899, Fig. 28*c*) darstellt als Urdarm bezeichnet werden kann. Mit der Vorstellung ihrer Funktion als Darm bei Vorfahrenformen stimmt das nicht. Übrigens ist die Vertiefung sehr verschieden stark entwickelt. Bei *Ascaris* und *Rhabdonema* gut ausgeprägt, ist sie bei *Pseudalius minor* sehr gering. Bei *Cucullanus* tritt der Urdarm am deutlichsten hervor. Durch die Einkrümmung der Ränder wird auf der Unterseite eine ziemlich tiefe Konkavität gebildet, deren Wände aus dem Ento- und Mesoderm bestehen, wozu in der Gegend des Urmundrandes noch ectodermale Bestandteile kommen. Der Keim ist dabei überall zweischichtig. Trotzdem wird man sich selbst hier schwer davon überzeugen können, daß eine solche relativ flache, weit geöffnete Höhle als Darm habe funktionieren können. Es mag vielleicht interessieren, daß diese Bildung bei allen von mir untersuchten Nematoden nicht bei Bestand bleibt, sondern im weiteren Verlauf des Gastrulationsprozesses restlos ausgefüllt wird. Daß auch das definitive Darmlumen sich in keiner Weise

auf das des Urdarmes beziehen läßt, soll beim Darm näher besprochen werden. Es läßt sich also die Anschauung, der Urdarm entspräche phylogenetisch einer Darmbildung, nur anwenden unter der Hilfsannahme weitgehender Cenogenese.

Wie es auch mit der Gasträalehre stehen mag, viele gemeinsame Züge verbinden die Gastrulationsprozesse der verschiedensten Tiergruppen. Es scheint daher durchaus erforderlich, dieselben in Parallele zu setzen. Das ergibt dann ohne weiteres die Berechtigung der Begriffe Urdarm, Urmund, Ectoderm, Entoderm, die uns den Vergleich der Gastrulae ermöglichen.

Mit der Besprechung des Urmundes hängt die Frage nach dem Abschluß des Gastrulationsprozesses zusammen. Denn wenn auch sicher nicht wohl eher von der Beendigung desselben gesprochen werden kann, als bis deutlich eine Zelllage innerhalb der andern liegt, so muß sich doch die Antwort in dieser Frage ganz verschieden gestalten, je nachdem wir mit Boveri (1899)[1] den Verschluß des Blastoporus dem Gastrulationsvorgang subsummieren oder nicht mit zur Strassen (1896). Letzteres scheint vom Standpunkt der Gasträatheorie aus das richtigere. Denn der Verschluß des Blastoporus ist ein Vorgang, der von diesem Standpunkt aus als eine cenogenetische Zutat zur Gastrulation erscheint. So wird er auch in der älteren Literatur meist gesondert besprochen. Blicken wir aber nur auf die Tatsachen, so stellt sich der Blastoporusschluß meist als eine kontinuierliche Fortsetzung der als Gastrulation bezeichneten Bewegung dar. Denn wenn, wie mir scheinen will, zur Strassen die Gastrulation als beendet ansieht, wenn der embolische Vorgang aufhört und der epibolische einsetzt, so muß darauf hingewiesen werden, daß bei nahe verwandten Formen letzterer allein vorkommt, sein Beginn also nicht das Ende der Gastrulation bezeichnen kann.

Bei dieser Kontinuität der Vorgänge wäre der Zeitpunkt, wann wir die Gastrulation beendet sein und den Urmundschluß beginnen lassen wollen, rein willkürlich zu wählen. Deswegen, und weil es uns praktischen Bedürfnissen besser zu entsprechen scheint, sehen wir mit

---

[1] Vgl. seine oben zitierte Definition des Gastrulationsvorganges. Nach derselben muß Boveri dann allerdings den Keim schon als Gastrula bezeichnen, ehe der Gastrulationsprozeß beendigt ist, wird doch der *Amphioxus*-Keim allgemein als Gastrula aufgefaßt, lange bevor Ento- und Mesoderm von Ectoderm umschlossen werden, zu einer Zeit, wo der Urmund noch die ganze Dorsalseite einnimmt. Was aber den Acraniern am Rücken recht ist, ist den Nematoden am Bauche billig.

Boveri als Ende der Gastrulation den Verschluß des Urmundes an, d. h. den Augenblick, wo Urdarm- und Genitalanlage ventral vom Ectoderm völlig bedeckt sind[1]. Damit ist wenigstens ein fester Markstein gewonnen, wenn auch die Zellverschiebungsvorgänge in derselben Weise über diese Grenze andauern können, wie wir unten sehen werden.

Über den Ort und den Modus des Urmundschlusses verweise ich auf das 1903 Gesagte.

Das dritte Keimblatt.

An die Entstehung des dritten Keimblattes knüpft sich so eng die Leibeshöhlenfrage, daß wir hier jetzt beides zusammen erledigen wollen. Wir schicken voraus, daß wir uns mit den meisten Forschern in Übereinstimmung glauben, wenn wir nur da eine sekundäre Leibeshöhle annehmen, wo entweder in einer kompakten Mesodermmasse ein oder mehrere Hohlräume entstehen, oder solche von Mesoderm umschlossene Bläschen sich direkt vom Darm abschnüren. Nur in dem Fall, wo wir ein solches Cölom finden, sprechen wir von einem Mesoblast, sonst von Mesenchym.

Die erste Tatsache, die wir jetzt zu erwähnen haben, betrifft das Blastocöl. Es ist auf den uns hier beschäftigenden Stadien bei einer Reihe von Nematoden völlig verschwunden, während es sich bei andern erhält und in die primäre Leibeshöhle übergeht. Dieser Unterschied ist natürlich ohne prinzipielle Bedeutung. Die Bildung des Mesoderms geht so vor sich, daß entweder die neben dem Entoderm gelegene Mesodermreihe sich durch Zellteilung dorsoventral ausdehnt und als einfache Schicht der Darmanlage anliegt, oder es ist (bei *Cucullanus*) schon während dem Beginn der Gastrulation mit seinen Zellteilungen fertig und wird im weiteren Verlauf dem Entoderm seitlich angelegt. Die so entstandene, zwischen Ento- und Ectoderm in der Seitenregion eingeschaltete Zellschicht sondert sich dann in allen Fällen in zwei dorsale und zwei ventrale Zellreihen, zwischen denen Ento- und Ectoderm durch keinerlei Zellen getrennt sind.

Daraus geht hervor, daß von Cölombildung bei den Nematoden nicht die Rede sein kann. Die in der Transversalrichtung nur eine Zelle starke Mesodermlage ermöglicht nicht einmal die Vorstellung eines virtuellen Cöloms, und zerfällt dann in Zellreihen, die bei einzelnen

---

[1] Immerhin könnte man die Propagationszellen auch zum Ectoderm rechnen und demgemäß das Ende des Gastrulationsprozesses etwas früher ansetzen (mit Neuhaus 1903).

Formen (*Rhabdonema*), frei in der primären Leibeshöhle nur dem Ectoderm angelagert, nicht einmal ein ganzes parietales Blatt darstellen würden und, wie bemerkt, bei den protocöllosen Formen an vier Streifen dem Ectoderm die direkte Berührung mit dem Entoderm gestatten. Da wir keinen von Mesoderm umschlossenen Hohlraum haben, haben wir eben kein Cölom und also auch keinen Mesoblast, sondern ein Mesenchym vor uns, und die Leibeshöhle der ausgebildeten Nematoden ist eine primäre. Das gilt natürlich so gut wie für *Rhabdonema* s. o. auch für die Formen, bei denen die Leibeshöhle wie bei *Cucullanus* erst durch Auseinanderweichen der Keimblätter entsteht.

Wenn nun auch Goldschmidt (1906) gezeigt hat, daß bei erwachsenen Nematoden alle inneren Organe von den eigentümlichen weit ausgebreiteten Ausläufern einiger weniger Zellen eingehüllt werden, so beziehen sich die entscheidenden Beobachtungen auf die Zeit vor der Zelldifferenzierung und höchstens noch auf deren erste Anfänge. Die großen Mesenchymzellen werden hier also noch nicht völlig ausgebildet sein. Aber selbst beim erwachsenen Tier, scheint uns, wird durch diese Zellen nicht im entferntesten eine Bildung bedingt, die mit einer sekundären Leibeshöhle einige Ähnlichkeit hätte. Wir können es daher nicht berechtigt finden, wenn R. Hertwig noch in seinem Lehrbuche die Nematoden zu den Cölhelminthen stellt.

Fragen wir nun nach der Herkunft der Mesodermzellen, so ist ja ihre Abkunft genealogisch durch Boveri, zur Strassen und Spemann bekannt. Kann man sie auch morphologisch vom Entoderm ableiten? Legen wir Boveris Fig. 28*c* (1899) zugrunde, so ist klar, was wir als primäres inneres Blatt anzusehen haben, und wir können ruhig sagen: Das Mesoderm sondert sich in zwei Streifen vom Entoderm. Auch die Verhältnisse bei *Cucullanus* legen dem keine Schwierigkeiten in den Weg, wenn man etwa von dem Bild ausgeht, das ich 1903 in Fig. 29*b* gegeben habe und das einer Invaginationsgastrula sehr ähnlich ist. Doch es ist wohl noch eine andre Auffassung möglich.

Denn abgesehen von der verschiedenen Abstammung, auf die ich, weil in den ersten Furchungen vollzogen, nicht viel Gewicht legen möchte, unterscheidet nichts die Mesomeren von den Ectomeren. Man könnte also auch eine ectodermale Abkunft des Mesenchyms annehmen, um so mehr als sich bei manchen Arten in direktem Anschluß an sie auch Teile des Ectoderms in die Tiefe begeben. Wenn Boveri und zur Strassen von den Nachkommen von *M St* die Bildner des Stomatodäum als ectodermal rechnen, so beweist das, daß auch sie die Abstammung von derselben Ursomazelle nicht als ausschlaggebend ansehen.

Doch wie schwierig die Beurteilung der Keimblätterverhältnisse wird, wenn man die histologischen Verhältnisse mit zum Maßstab der Beurteilung nimmt, beweist O. Hertwigs Versuch bei Amphibien, den Streit um die Herkunft der Chorda dadurch zu beseitigen, daß er sie weder ento- noch mesodermal nennt, sondern im entscheidenden Augenblick nur von Chorda-, rechter und linker Mesodermanlage spricht. Damit haben wir fünf Primitivorgane und also fünf Keimblätter, und die ganze Keimblätterlehre erscheint bedenklich. Es ist daher jedenfalls einfacher, das Mesoderm der Nematoden seiner Herkunft und seiner Lage neben den Darmzellen nach vom primären Entoderm abzuleiten und sich darauf zu beschränken, auf die Möglichkeit einer andern Auffassung hingewiesen zu haben.

Die Organogenese.

α. Die Epidermis.

Bei der Besprechung der Organogenese stellen wir unser eigentliches Thema, die Bildung der Seitenfelder und der Subcuticula voran.

Wir hatten bei allen Formen gefunden, daß sechs dorsale ectodermale Längsreihen von Zellen, die sich durch das Verschmelzen der beiden mittleren in fünf umlagern, die äußere Bedeckung des Embryo bilden, indem sie alle andern ursprünglich oberflächlichen Zellen überlagern, zumeist sie auf der Ventralseite hinter der Mesodermanlage her in die Tiefe schiebend, so daß sich dieser Umlagerungsprozeß als direkte Fortsetzung der Gastrulation darstellt. Die medioventral eingestülpten Zellen berühren die Oberfläche später höchstens in sehr geringem Umfange. Sie dürften zu Nerven und Sinneszellen werden.

Die fünf Zellreihen erleiden dabei aber eine eigenartige Umbildung. Bei den meisten derselben rücken die Kerne in die Seitenregion des Embryo, und nun drücken die peripherwärts vordringenden Muskelzellen den großen Deckzellen über und unter ihren Kernen eine tiefe Rinne ein, damit zugleich eine scharfe Abgrenzung der Seitenfelder nach unten und oben schaffend. Unter den Muskelbändern wird das Plasma der Ectodermzellen schließlich bis auf eine dünne Schicht zusammengedrängt und so jeder Zellkörper der dorsalen und ventralen Ectodermreihen in einen subcuticularen und einen den Längslinien zugehörigen Teil gesondert. Da also Subcuticula und Längsfelder eine gewebliche Einheit, ja nur Teile derselben Zellen sind, so können wir sie wohl zusammen als Epidermis bezeichnen.

Eine Bildung der Epidermis ist die Cuticula, es sind also Subcuticula und Seitenfelder als Matrix der Cuticula anzusehen. Auch geht

dementsprechend das Ectoderm natürlich bei der Cuticulabildung nicht verloren. Daß Subcuticula und Seitenfelder dasselbe Gewebe sind, ist nicht neu, das findet man in einigen der verbreitetsten Lehrbücher, wie R. Hertwig und Lang, ferner bei Schneider (1866), Nassonow (1897), Jägerskiöld (1894), Hamann (1892), Cobb (1888) und vielen andern. Diese Gleichartigkeit läßt sich sehr wohl auch am erwachsenen Tier erkennen. Von der Entwicklungsgeschichte ausgehend kommt zu demselben Resultat Wandellek (1892), zur Strassen (1892), Jammes (1894). Daß die Gewebe ectodermal sei, gaben z. B. an: Hertwigs Lehrbuch, Wandollek, Jammes, Hamann usw. gegen zur Strassen (1892), Goldschmidt (1903) u. a. die sie als mesodermal ansehen.

Alle diese Autoren waren aber meiner Meinung nach den Beweis für ihre Auffassung der fraglichen Gebilde als ectodermal oder mesodermal schuldig geblieben. Aus histologischen Merkmalen läßt sich doch ein sicherer Schluß auf das Keimblatt, dem ein Organ entstammt, nicht ziehen, sondern (im Gegensatz zu Braems Ausführungen 1895) nur aus der Entwicklungsgeschichte. Daß aber unter den widerstreitenden Angaben auf dem Gebiet der letzteren sich keine findet, die die wirklichen Schicksale des Ectoderms nachgewiesen hat, zeigt ein Vergleich mit den hier gewonnenen Resultaten. Somit dürfte in dieser Arbeit zuerst bewiesen sein, daß Subcuticula und Längsfelder ectodermal sind. Aber indem wir in beiden Teilstücke derselben Zellen erkannten und fanden, daß die Abschnitte in den Längsfeldern den Kern enthalten, also die Hauptteile sind, kommen wir zu einer ganz neuen Anschauung. Aus derselben folgt, daß außerhalb der Längsfelder die Subcuticula (den Schwanz ausgenommen) bei der Nematodenlarve kernfrei ist und dieser Befund beim erwachsenen Tier nicht überraschen kann. Das braucht nach dem in den tatsächlichen Abschnitten Erörterten nicht mehr ausgeführt zu werden.

Sehr auffällig wird die Form der einzelnen Elemente, in denen die großen den Längsfeldern angehörenden Stücke mit dem eigentlichen Zellkörper nur durch die dünne Subcuticula zusammenhängen. Fig. *r*, *s* zeigt schematisch diese merkwürdigen Gestalten. Zugleich ergibt sich eine eigentümliche Differenz der einzelnen Längsfelder. Nur im vordersten Körperteil bleiben auch in der Medianlinie Zellkörper und Kerne liegen, nur hier finden wir alle vier Längslinien kernhaltig. Im größeren hinteren Teile des Körpers ist die Rückenlinie ein nach Auswanderung der Ectodermkerne aus diesem ihren ursprünglichen Wohnsitz von den eindringenden Muskelzellen übrig gelassener größerer Rest der Ectodermzellreihen. Sie ist somit bei der Larve stets kernlos. Anders die

Bauchlinie. Sie nimmt den Raum ein, wohin das ursprünglich den Embryo großenteils bedeckende kleinzellige Material zusammengeschoben ist. Demgemäß enthält sie Kerne. Dieselben sind jedoch völlig abweichend von denen der Seitenfelder gebaut und dürften Ganglien und Sinneszellen angehören.

Aber auch in den Seitenfeldern zeigen die Zellen unter sich Verschiedenheiten. Wir fanden sie in drei Längsreihen angeordnet. Da



Textfig. *r*. Textfig. *s*.

Textfig. *r*. Rohes Schema für den Bau der Nematodenlarve, soweit ich ihn analysieren konnte. Ectoderm punktiert, Entoderm mit Kreuzchen, Muskulatur schraffiert. Genitalanlage doppelt schraffiert. — Textfig. *s*. Einzelne isolierte Epidermiszellen, schematisch.

nun die Elemente der oberen Reihe sich eng an die der unteren anschließen, scheint für die mittlere eine größere Beteiligung an der Integument- und Cuticulabildung ausgeschlossen. Hierin prägt sich ein verschiedener Wert der die Seitenlinie aufbauenden Elemente aus. Die oberen und unteren stimmen unter sich in ihren Leistungen überein und haben eine andre Bedeutung als die Mittelreihen. Das spricht sich auch im histologischen Bau aus. Während in den Seitenfeldern von *Nematoxys* und *Rhabditis* die Kerne der oberen und unteren Zellreihe einander gleich sind an Größe, werden sie von denen der mittleren Zellen erheblich übertroffen. Das tritt schon hervor zu einer Zeit, wo die Zellen für die Seitenfelder eben erst entstanden sind (vgl. die Fig. 52). Bei *Cucullanus*, wo die Größe nicht merklich verschieden ist, findet sich ein andrer Unterschied. Die Kerne der Mittelreihe stehen hier nämlich stets nahe der Körperoberfläche, die der beiden andern Reihen in den innersten Winkeln ihrer Zellen. Schnittserie Fig. 27 illustriert

dies Verhalten, das oft schon bei jungen Stadien deutlich ist. Auch bei *Nematoxys* läßt sich dasselbe neben dem Größenunterschied der Kerne bemerken. So erscheint jedes Seitenfeld wieder in sich symmetrisch schon bei Embryonen in der ersten Anlage, genau wie wir es bei vielen erwachsenen Tieren finden.

Im Schwanz fallen diese Unterschiede fort, hier bildet die Epidermis eine einheitliche, nicht durch Muskelzellen unterbrochene Schicht mit wenigen großen Kernen.

Wenn auch diese Verhältnisse zunächst für die Larve allein gelten, so will das bei den Nematoden, deren Entwicklung ohne echte Metamorphose verläuft, eine geringere Einschränkung sein, als es etwa bei Anneliden wäre. So werden wir also erwarten dürfen, unter den erwachsenen Formen neben vielleicht stark umgebildeten doch auch einige zu treffen, bei denen sich der ontogenetische Grundzug des Baues noch erkennen läßt.

β. Nervensystem und Sinnesorgane.

Über beide habe ich nichts Neues zu berichten. Daß Boveri (1899) und ich selbst (1903) die Zahl der hier in Betracht kommenden Elemente unterschätzt haben, sei hier betont. Ich muß jetzt annehmen, daß alle Elemente des primären Ectoderms und auch des sekundären, die nicht als Epidermisbildner oder als Matrix der End- und Vorderdarmauskleidung oder Drüsenzellen dieser Darmabschnitte Verwendung finden, also der größere Teil der ectodermalen Elemente, zum Aufbau des Nervensystems verbraucht werden. Damit stimmen die Angaben von Goldschmidt (41 Zellen für die Lippensinnesorgane und 162 für das Nervensystem) sehr gut überein, da ich eine postembryonale Vermehrung der Gewebselemente in diesen Organen nicht annehmen kann (s. u.).

Am Embryo wären also hierher zu rechnen: die größte Zahl der kleinen Zellen des Schwanzes, der ventralen Medianlinie und der kleinzelligen Masse um den Oesophagus. Die Sonderung dieser Elemente aus dem epithelialen Verbande des Ectoderms stellt sich nun, wenigstens in der ganzen Länge der Bauchlinie, als direkte Fortsetzung des Gastrulationsprozesses dar, wie mehrfach gezeigt wurde (Fig. 30—32, 1903). Wir bezeichneten daher auch den von uns als Abschluß der Gastrulation angenommenen Zeitpunkt als willkürlich. Prinzipiell scheint mir diese tatsächliche Verbindung zweier theoretisch heterogener Dinge bemerkenswert.

Über die Umbildung der Keimblattzellen zu nervösen Organen

habe ich nichts beobachten können. Auf dem Stadium der Fig. 11 ist bei *Cucullanus* der Schlundring bereits gebildet, und da der Embryo etwa auf diesem Stadium die ersten spontanen Bewegungen zeigt, wird man seine Nerven wohl bereits als funktionsfähig ansehen müssen. Interessant ist noch, daß wir in der ganzen Rückenlinie, in der der motorische Nerv für alle dorsalen Muskelzellen verläuft, außer im vordersten Teil, keine Kerne finden, daß dort auch nachweislich keine degeneriert sind. Es müssen also in diesem Falle entweder die Epidermiszellen an der Bildung der Nerven beteiligt sein, oder diese müssen vom Kopf her den ganzen Rücken der Larve entlang wachsen.

γ. Muskulatur und Bindegewebe.

Man wird die Muskulatur als Bildung des Mesoderms ansehen können.

Aus der gemeinsamen Mesenchymlage sondern sich, wie wir gesehen hatten, vier Streifen, zwei dorsale und zwei ventrale. Dieselben rücken immer weiter auseinander durch vermutlich aktives Dorsalwärtswandern der ersteren. Jedenfalls scheint bei einer Form mit Leibeshöhle wie *Rhabdonema* ein passives Verschobenwerden durch den Druck andrer Zellen nicht annehmbar.

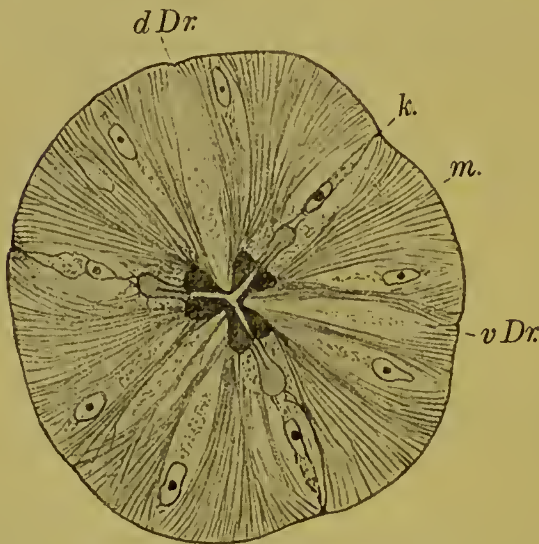
Über die Entstehung der contractilen Substanz in den Muskelzellen der Leibeswand habe ich nichts ermittelt, ebensowenig wie für die Schlundmuskulatur. Dagegen konnte die Längsstreckung der Zellen deutlich beobachtet werden und ebenso ihre Anordnung genau nach dem meromyaren Schema. Wie sich nach der letzten Furchungsteilung die Schwesterzellen auf die einzelnen Muskelreihen verteilen, sah ich nicht. Bei dem annähernd reifen Embryo ist die Muskulatur deutlich platymyar, ebenso ist ihre Verbindung mit den Medianlinien, wie nicht anders zu erwarten, bereits ausgebildet (vgl. Fig. 64). An diesen völlig differenzierten Zellen laufen bei einzelnen Arten später noch Teilungsprozesse ab, bei andern nicht mehr.

Die Entstehung der Bindegewebszellen sah ich nicht.

δ. Der Darmkanal.

Vorder- und Enddarm fassen wir vielleicht etwas anders auf als unsre Vorgänger. Der Enddarm dürfte im wesentlichen aus Zellen des sekundären und tertiären Ectoderms aufgebaut sein. Vermutlich schließen sich ihm aber bereits bei der Larve Muskelzellen mesenchymatischer Abkunft an, wie wir sie hier später beim erwachsenen Tier finden.

Der Vorderdarm wird vielfach als eine einfache Epithelmuskelröhre angesehen und dementsprechend entweder für ectodermal oder für mesodermal gehalten, oder durch einen Querschnitt zwischen diese beiden Blätter oder zwischen Ectoderm und Entoderm geteilt. Die neueren Untersuchungen von Loos (1896) und Goldschmidt (1904) zeigen aber, daß wir hier ein hoch entwickeltes Organ vor uns haben, in dem wir Drüsen und Muskelzellen leicht unterscheiden können. Es erscheint mir daher wahrscheinlich, daß am Oesophagus ähnliche Verhältnisse Platz gegriffen haben wie an der Leibeswand und Epithel- und Muskelzellen auch hier in dieselbe Schicht zusammengerückt und zu einem engen Verbande vereinigt sind.



Textfig. *t*.
Oesophagus von *Cucullanus* (schematisch). *dDr*, dorsale Drüse; *vDr*, subventrale Drüse; *k*, Kantenzelle; *m*, Muskelzelle.

Dabei beurteile ich nicht nur die drüsigen Elemente als ectodermal, sondern sehe auch in den Kantenzellen, die nach Goldschmidts Angabe histologisch wie die Seitenfelder gebaut sein sollen, ectodermale Elemente und die Matrix der den Oesophagus auskleidenden Cuticula (vgl. Textfig. *t*).

Bei dieser Auffassung, nach der also der sogenannte Vorderdarm sich als eine Verbindung verschiedenartiger Elemente darstellt, sind auch die Kontroversen bezüglich seiner Entstehung verständlich. Daß auch das über letztere Bekannte für eine Bildung des Vorderdarmes aus ectodermalen und mesenchymatischen Elementen spricht, werden wir unten sehen.

Natürlich kann sich aber diese abgeleitete Darstellung der Stomatodäumbildung an Sicherheit nicht mit dem über die andern Organe Gesagten vergleichen.

Der Mitteldarm, sollte man nach dem in den ersten Abschnitten Gesagten denken, sei hier das einfachste Kapitel. Dem ist nicht so. Allerdings wie der Mitteldarm aus dem Entoderm entsteht, wie seine Zellen sich zweireihig anordnen, wie zwischen beiden Reihen als ein

Spalt das Darmlumen entsteht, ist so einfach zu beobachten und oben so oft beschrieben, daß es hier keiner Besprechung mehr bedarf. Auch die Widerlegung CONTES (1902) brauche ich hier nicht zu wiederholen (vgl. S. 50 meiner Arbeit von 1903).

Doch hat das Kapitel eine theoretische Schwierigkeit. Wenn wir Mesoblastbildungen nicht homologisieren dürfen, bei denen die eine eine als Teil des Urdarmlumens entstandene Leibeshöhle umschließt, die andre aber eine solche, die als ein Spaltraum ihren Anfang nahm und nicht einmal auf einem Vorstadium virtuell mit einem wirklichen oder ebenfalls gedachten Urdarm anastomosiert haben kann, so können wir natürlich auch zwei Därme nicht homologisieren, von denen der eine einen Teil der Urdarmhöhle, der andre nur einen Spalt zwischen zwei Zellreihen darstellt. — In der Tat, selbst wenn wir der sobald verschwundenen Urdarmhöhle noch eine virtuelle Existenz einräumen würden, nachdem sie bereits nicht mehr ist, von der Ansicht ausgehend, daß, wenn die umgebenden Zellen etwas weniger dick wären, vielleicht ein Lumen übrig bliebe, so würden wir dasselbe doch nur ventral von der Darmanlage finden können (vgl. Fig. 60, 75 usw.), und niemals ließe sich das Darmlumen selbst auf diesen gedachten Urdarm beziehen.

Daß es sich hier um einen funktionierenden Darm und nicht um einen Spalt im Entoderm einer Tierart handelt, deren Darm funktionslos ist, beweist der häufig gefundene Darminhalt. Übrigens bleibt der Darm gerade bei einigen freilebenden Formen zeitlebens auf dieser Stufe. Also ist der Mitteldarm der Nematoden dem aller andern Metazoen nicht homolog?

Das trifft doch nur zu, wenn man bei morphologischer Vergleichung auf die Lumina Gewicht legt. Aber unsrer Meinung nach ist jedes Loch gerade so homolog oder nicht homolog, wie das Löcher überhaupt sein können. Aus ihrer Funktion kann sich nur Analogie ergeben, die umgebenden Zellen können homolog sein. Die Lumina sind doch nur die eventuell durch gleiche Anordnung und Form der homologen Zellen ähnlich gestalteten negativen Abbilder derselben. Mit der Betrachtung der Zellen ist daher unsrer Meinung nach alles erledigt. Der ganze Unterschied zwischen den Nematoden und den Formen, bei denen das Darmlumen auf den Urdarm zurückgeführt zu werden vermag, ist der, daß das homologe Entoderm sich sein Lumen im ersten Fall, zweireihig angeordnet, durch Spaltbildung verschafft, im andern dagegen, flächenhaft angelegt, durch Aufrollung.

ε. Excretions- und Genitalapparat.

Über das Excretionsorgan fanden wir nur, daß es schon früh seine späteren Beziehungen zeigt. Seine Herkunft von einem Keimblatt und seine Ausbildung konnten wir nicht beobachten.

Ebenso konnten wir über den Genitalapparat Neues nicht feststellen. Daß es streitfähig ist, welchem Keimblatt er zugerechnet werden muß, wollen wir nur erwähnen, ohne uns auf eine Diskussion einzulassen.

Hervorgehoben mag hier nur werden, daß sich (außer bei *Cucullanus*) bei allen untersuchten Arten sehr früh eine Besonderheit im Bau der Geschlechtskerne nachweisen ließ, die uns beweist, daß eine relativ frühe Differenzierung von Soma und Keimbahn bei den Nematoden fast allgemein verbreitet ist, und daß dieser Prozeß in der Gattung *Ascaris* nur am deutlichsten zur Beobachtung kommt, aber auch hier in verschieden hohem Maße.

b. Über die Gesetzmäßigkeit in Einzelheiten der Nematodenentwicklung.

Allgemeines über determinierte Entwicklung.

Hatten wir bisher die Entwicklung der Nematoden kurz so besprochen, wie man die Entwicklung der Tiere eben bis vor kurzem zu verfolgen pflegte, indem man sich zuerst über den Typus der Furchung klar zu werden suchte, dann die Art der Keimblätterbildung, das Verhalten der Furchungshöhle und der Leibeshöhle beschrieb und endlich die Organogenese untersuchte, so kommen wir jetzt zu den Fragen, die sich um das Determinationsproblem gruppieren und wie dieses erst seit den letzten 25 Jahren in den Vordergrund des Interesses der deskriptiven und experimentellen Forschung gerückt sind. Selbstverständlich ist hier am Ende einer tatsächlichen Untersuchung über eine einzelne Tiergruppe nicht der Ort, den ganzen Umfang dieses Gebietes zu besprechen, es kann sich nur darum handeln, diese Dinge insoweit zu berühren, als sie für die Beurteilung der vorliegenden Verhältnisse wichtig sind, oder als letztere geeignet sind, einige der modernen Probleme besonders scharf zu beleuchten. Es gewinnen natürlich unter diesem veränderten Gesichtspunkt manche der früher bereits besprochenen Themata ein ganz neues Aussehen.

Was zunächst das Cell-lineage betrifft, so verdanken wir die ersten Untersuchungen darüber, wie bereits in der Einleitung bemerkt ist, Götte (1882) und Hallez (1885). Es folgten die Studien von Stru-

BELL (1888), LIST (1894), WANDOLLEK (1892). Aber erst durch die neuen Arbeiten von BOVERI (1892, 1899), ZUR STRASSEN (1896), ZIEGLER (1895), SPEMANN (1895), ZOJA (1896) und mir, sowie kürzlich von MÜLLER (1903) ist für eine Anzahl Rundwürmer das Cell-lineage bis zu recht vielzelligen Stadien festgestellt worden. Es gleichen die Nematoden den Ctenophoren, Rotiferen, Turbellarien, Nemertinen, Anneliden, Gastropoden, Lamellibranchiern, Ascidien u. a. darin, daß bei jedem Individuum die Furchung genau ebenso abläuft, wie bei jedem andern derselben Species, d. h. daß jede Spindel in jedem Individuum zu gleicher Zeit und in gleicher Lage auftritt, jede Zelle ihren bestimmten Platz und bestimmte Nachbarn hat. Wir können an dieser Furchung die zeitliche und räumliche Konstanz ihrer Einzelprozesse unterscheiden.

Vor den übrigen obengenannten Klassen zeichnen sich nun die Nematoden in zweierlei Hinsicht aus, 1) geht die Furchung kaum modifiziert bei allen Angehörigen der Gruppe nach demselben Schema vor sich, 2) bleibt der Verlauf der organogenetischen Prozesse bis zur Ausbildung aller für einen Rundwurm charakteristischen Organe, ja in mancher Beziehung fürs ganze Leben, determiniert. Beides zeichnet die Rundwürmer vielleicht jedoch nur deswegen vor ihren Genossen aus, weil bei diesen die Forschung noch nicht so weit vorgeschritten ist wie bei jenen.

Was den ersten Punkt betrifft, so liegen uns zum Vergleich Beobachtungen an folgenden Nematoden vor: *Ascaris megalocephala* BOVERI (1899), ZUR STRASSEN (1896), *Ascaris lumbricoides* BONNEVIE (1901), *Strongylus paradoxus* SPEMANN (1895), *Rhabdonema nigrovenosum* ZIEGLER (1895), *Cucullanus elegans* ego (1903), dazu kann ich einige gelegentliche Beobachtungen an *Nematoxus ornatus* beitragen. In allen diesen Fällen ist während der Furchung die Zellgenealogie absolut gleich, und man kann daher für jedes Element des Keimes das homologe im Keim einer andern Art wiederfinden. Unterschiede der Arten bestehen a. in der Gesamtform des Keimes, b. im Furchungsrhythmus, c. in der relativen Zellgröße. Punkt a ist oben schon anläßlich der Gastrulation besprochen. Was Punkt b betrifft, so wies ich schon 1903 auf einen Unterschied zwischen *Ascaris* und *Cucullanus* hin, der darin besteht, daß die Propagationszelle P_4 und die Darmanlage vom 28-Zellenstadium an im Vergleich mit *Ascaris* bei *Cucullanus* in der Entwicklung zurückbleiben. Ähnliches zeigt der Vergleich von *Cucullanus* und *Nematoxys*. Im Viererstadium folgt bei *Cucullanus* die gleichzeitige Teilung beider Ectodermzellen, so daß ein sechszelliges Stadium auftritt, dann die Teilung der Zelle *EMSt* und fast gleichzeitig die von P^2, so daß nach

Andeutung eines sieben- gleich das achtzellige Stadium entsteht. Bei *Nematoxys* teilt sich zuerst die Urgeschlechtszelle, und es bildet sich ein fünfzelliger Keim, durch die Furchung der beiden Ectodermzellen wird er siebenzellig, diese Stufe ist deutlich ausgebildet, während eine sechszellige fehlt. Endlich kommt auch *EM St* an die Reihe, und damit ist genau dasselbe Achtzellenstadium entstanden, das *Cucullanus* besitzt, denn alle Teilungen sind der Richtung nach genau dieselben gewesen und nur zu verschiedenen Zeiten eingetreten. Es ist dieser Punkt insofern zubeachten, als er zeigt, daß bei Nematoden die Furchungsrichtung konstanter ist als der Furchungsrhythmus. Dafür sprechen auch kleine individuelle Abweichungen im Teilungstermin. Diese kommen einmal vor bezüglich der relativen Furchungszeiten zweier verschiedener Zellgruppen, wie Boveri zuerst bei *Ascaris* gezeigt hat und ich bei *Cucullanus* bestätigen konnte (vgl. auch Götte 1882). Müller (1903) hat nun aufdecken können, daß beträchtliche derartige Unterschiede bei geschädigten Eiern pathologisch auftreten. Die Bedeutung dieser Variation erscheint dadurch auch da, wo sie in einer Brut nur selten und in geringem Maßstab beobachtet wird, für die normale Entwicklung etwas zweifelhaft. Immerhin ist beachtenswert, daß auch pathologischen Einflüssen gegenüber der Furchungsrhythmus labiler ist als die Richtung. Eine Beschränkung auf pathologisches Gebiet scheint jedoch bei der zweiten Form der Variabilität unmöglich, das sind die geringen Abweichungen in der Teilungszeit, zwischen Angehörigen derselben Zellfamilie, Unterschiede, die anscheinend einem Gesetze nicht folgen und mit der Zahl der Zellgenerationen, die eine solche Gruppe gemeinsam durchlaufen hat, zunehmen. Wie bereits zur Strassen (1896) bemerkt hat, machen sich diese Unregelmäßigkeiten am primären Ectoderm am stärksten bemerkbar. Über die relativen Zeitverhältnisse der Furchungen bei einigen Nematoden gibt die nebenstehendeTabelle Auskunft.

Die Verschiedenheiten der relativen Zellgrößen (Punkt c) sprechen sich endlich darin aus, daß bei manchen Formen mit verhältnismäßig vielem Dotter die Differenz in der Zellgröße von vorn oben und hinten unten viel erheblicher ist und sich viel früher ausprägt als in andern. Doch kommen in dieser Hinsicht auch individuelle Abweichungen geringeren Grades vor. Wie dies schon Götte aufgefallen war, konnte ich es für die erste Teilung des Eies bei *Cucullanus* bestätigen.

Die drei erwähnten Unterschiede hindern aber die Übereinstimmung zwischen zwei etwa gleichweit entwickelten Furchungsstadien so wenig, daß dieselbe vollständig wird, wenn wir uns die Zellen, die beim

Tabelle.

Ascaris megalocephala	*Cucullanus elegans*	*Strongylus paradoxus*	*Rhabdonema nigrovenosum*	*Nematoxys ornatus*
AB^2, P_1	AB^2, P_1	AB^2, P_1	AB^2, P_1	AB^2, P^1
A^3, B $4: EMSt, P_2$	$3, A, B$ $4: EMSt, P_2$	$3: A, B$ $4: EMSt, P_2$	$3: A, B$ $4: EMSt, P_2$	$3: EMSt, P_2$ $4: A, B$
$6: a/\alpha, b/\beta$ $7: c/P_3$ $8: E/MSt$	$6: a/\alpha, b/\beta$ $7: E/MSt$ $8: c/P$	$7: a/\alpha, b/\beta$ $8: c/P_3$	$6: a/\alpha, b/\beta$ $7: E/MSt$ $8: c/P$	$5: c/P_3$ $7: a/\alpha, \beta/b$ $8: E/MSt$
$12: aI/aII$ etc. $14: mst/\mu\varsigma\tau, c/\gamma$ $16: EI/EII\ D/P_4$	$12: aI/aII$ etc. $13: mst/\mu\sigma\tau$ $15: EI/EII\ c/\gamma$	$12: a/IaII$ $13: mst/\mu\sigma\tau$ $15: EI/EII, c/\gamma$	$12: aI/aII$ $14: EI/EII\ mst/\mu\sigma\tau$ $15: D/P_4$ $16: c/\gamma$	$9: D/P_4$ $13: aI/aII$ etc. $15: EI/EII, c/\gamma$
24	24	24	24	24

Embryo der einen Art hinter den homologen einer andern zurückgeblieben sind, in ihrer späteren Furchungsrichtung geteilt denken. Alsdann würden sich homologe Zellen an homologen Punkten finden und die Nachbarschaft der einen genau dieselbe sein wie die der andern. Eine derartige Übereinstimmung auch ohne gedachte Teilung bieten schon eine große Menge Embryonen und dieselbe geht, wenn vielleicht nicht in allen, doch sicher in vielen Zellen bis zur Ausbildung der Organe weiter, so daß zum Beispiel in der Epidermis alle Zellen bis auf eine auch bei verschiedenen Arten nach Lage, Form und Kernstellung der Reihe nach genau übereinstimmen.

Diese letztere Übereinstimmung war der zweite Punkt, durch den die Nematodenentwicklung die übrigen bisher bekannt gewordenen Fälle determinierter Ontogenie übertrifft. Denn es stimmen, wie ich bereits 1903 zeigen konnte, alle *Cucullanus*-Embryonen bis über das 210 zellige Stadium hinaus völlig überein, und dann ist wieder, wie ich 1906 auf dem Anatomenkongreß mitteilte, bei der jungen Larve nicht nur die Epidermis des einen Exemplares derselben Species in ihrer eigenartigen Anordnung Zelle für Zelle mit Form und Kernstellung das getreue Abbild des andern, sondern ebenso die Muskulatur, der Oesophagus, Mittel- und Enddarm, die Geschlechtsanlage und manche andre Zelle. Das will bei der Nematodenlarve besonders viel heißen, da dieselbe in somatischer Hinsicht völlig den gleichen Bau hat, wie ein erwachsener Rundwurm. Zwischen beiden Stadien liegt aber nur noch eine Zellteilung, so daß man mit ziemlicher Sicherheit auch deren determinierten Verlauf erschließen kann. Dies ließ sich in der vorliegenden Arbeit ganz allgemein für den Mitteldarm und bei *Nematoxys ornatus* auch für eine Reihe von Epidermiselementen nachweisen. Bezüglich der Ableitung letzterer befinde ich mich in völliger Übereinstimmung mit H. Müllers Beobachtungen an *Ascaris*[1].

Die oben erwähnte, 1906 vorläufig mitgeteilte Konstanz der Elemente wurde in dieser Arbeit für das ectodermale Epithel am eingehendsten an allen untersuchten Arten nachgewiesen, sie wurde nebenbei

[1] Aus den Resultaten dieser Arbeit, die mir leider erst diesen Sommer bekannt wurde, möchte ich hier kurz die Ableitungen der primär-ectodermalen Zellen geben in der von uns 1905 verwendeten Nomenklatur und möchte dadurch das auf S. 34 Teil II dieser Arbeit gegebene vervollständigen. Es ist danach $\lambda_1 = \beta I2'yII\beta$, $\lambda_2 = aII2''yII\beta$, $\lambda_3 = aII2''yII\alpha$, $\lambda_4 = aII2''yI\beta$, $\lambda_5 = aII2''yI\alpha$, $\lambda_6 = aII2''xI\beta$, $\lambda_7 = aII2''xI\alpha$, $-\gamma_1 = \beta I2'yII\alpha$, $\gamma_2 = \beta I2'yI\beta$, $\gamma_3 = \beta I2'yI\alpha$, $\gamma_4 = \beta I2'xII\beta$, $\gamma_5 = \beta I2'xII\alpha$, $\gamma_6 = \beta I2'xI\beta$, $\gamma_7 = \beta I2'xI\alpha$, $\beta = aII2''xII\beta$. Die entsprechenden Zellen rechts würden, soweit es a-Zellen sind, sich ebenso von $aII2'$ ableiten, z. B. $b_2 = aII2'yII\beta$, soweit es β-Zellen sind, ebenso von b, z. B. $\gamma_2 = bI2'yI\beta$.

leicht festgestellt beim Mitteldarm und der Geschlechtsanlage für alle Arten. Für Vorder- und Enddarm wurde der entsprechende Nachweis nur bei *Cucullanus* versucht und auch erbracht, für die Muskulatur wurden wieder mehrere Formen herangezogen.

Während meiner *Cucullanus*-Untersuchung hatte ich diese Gewebsart noch nicht besonders im Auge. Daher sind die Muskelkerne, die sich im Vorderende und in den subventralen Feldern recht schwer erkennen lassen, nicht überall gut eingetragen. Immerhin läßt Fig. 13 *a*, *c*, *e* alles Wesentliche erkennen. Erst bei den größeren Embryonen von *Rhabdonema* und *Nematoxys* gelang es mir jedoch, auch für die dorsalen Muskelbänder, wenigstens für ihren größeren hinteren Teil, die Konstanz der Elemente festzustellen, doch glaube ich, wird wohl keiner zweifeln, daß sich dieselbe auch bei den übrigen Muskelzellen findet.

Über die Sinnesorgane hat nun GOLDSCHMIDT (1903) bei erwachsenen Ascariden angegeben, daß sie sich aus je einer oder wenigen konstanten Zellen aufbauen. Wie bei allen Nematoden, so dürfte auch bei den Larven innerhalb der Species Gesetzmäßigkeit für die Zahl der Papillen herrschen. Aus diesen beiden Tatsachen ergibt sich der Schluß, daß sich auch bei den Larven dieselbe Konstanz der Sinnesorganzellen findet wie bei *Ascaris lumbricoides.*

Daraus läßt sich folgern, daß, wenn die Reizaufnahmestellen und die Effektorgane für eine Species oder Larve typische Zahl und Anordnung besitzen, dies auch für die zwischen beiden vermittelnden Nervenzellen gelten wird. Diese Ansicht für die Larve wird fast zur Gewißheit dadurch, daß es GOLDSCHMIDT (1907) gelungen ist, bei der erwachsenen *Ascaris lumbricoides* im Nervensystem bereits die typische Zellenzahl, -form und -anordnung zu ermitteln. Übrigens geht für einen Teil der sensorischen und nervösen Elemente dies auch schon aus unsern Untersuchungen am *Cucullanus*-Embryo hervor. Denn in der Gegend, wo die periproctalen Ganglien und Papillen liegen, haben wir nur konstante Elemente gefunden, wenn wir auch die einzelnen hier beobachteten Kerne einer bestimmten der beiden eben genannten Kategorien kaum vermutungsweise zuteilen können.

Diese Konstanz der Elemente in Epidermis, Sinnesorganen, Nervensystem, Verdauungstrakt, Genitalanlage, Excretionsorgan und Muskulatur würde sich zu einer Konstanz aller Zellen des Embryonalkörpers steigern, wenn auch die Bindegewebszellen konstant sind. Dafür spricht die geringe Zahl und relativ gesetzmäßige Lage, die GOLDSCHMIDT (1906) ihnen nachsagt. Daß sie nicht zahlreich sind, geht auch daraus hervor, daß sie bei der Larve im Hinterende überhaupt

fehlen. Dies Gesamtresultat steht in gutem Einklang mit der Gesetzmäßigkeit im Bau der Furchungsstadien bis gegen die letzte Zellteilung hin.

Die Konstanz histologischer Elemente, die so dem ganzen Organismus der Nematodenlarve ein eigenartiges Gepräge gibt, ist bisher im Verlaufe determinierter Entwicklung kaum anderswo hervorgetreten. Als Analogon kann ich im Augenblick nur auf die Konstanz der Zellen einiger Trochophoren, die E. B. Wilson (1904) und Woltereck (1904) erbracht haben, verweisen. Das sind jedenfalls geweblich differenzierte Elemente, aber von einem typisch larvalen Gepräge. Demgegenüber zeigen die Zellen der Nematodenlarve bereits die vollendete histologische Ausbildung.

Ja bei den Nematoden behält das Prinzip der determinierten Entwicklung noch über das Larvenleben hinaus seine Bedeutung. Bei *Cucullanus* fand ich — das mag hier bereits bemerkt werden, da die Hauptbedeutung auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiet liegt — im Oesophagus alle Kerne wieder, die auch die Larve zeigt, und ebenso stimmt die Zahl 162 der Ganglienzellen (Goldschmidt 162) und 43 der Sinneszellen im Vorderende (Goldschmidt 1903) recht gut zu der, die sich für die *Cucullanus*-Larve annähernd berechnen läßt. Auch im Nervensystem ist daher nach der Geburt eine Zellteilung kaum anzunehmen, und es bleibt dasselbe also wohl fürs ganze Leben unverändert. Wenn ich hier noch hinzufüge, daß das Muskelsystem der Oxyuren dem der Nematodenlarven sehr ähnlich ist, vermutlich Zelle für Zelle mit ihm übereinstimmt (Martini 1908), so wird man darin, wenigstens für diese Gattung, einen weiteren Grund für die Annahme sehen, daß sich postembryonale Veränderungen im Nervensystem nicht vollziehen.

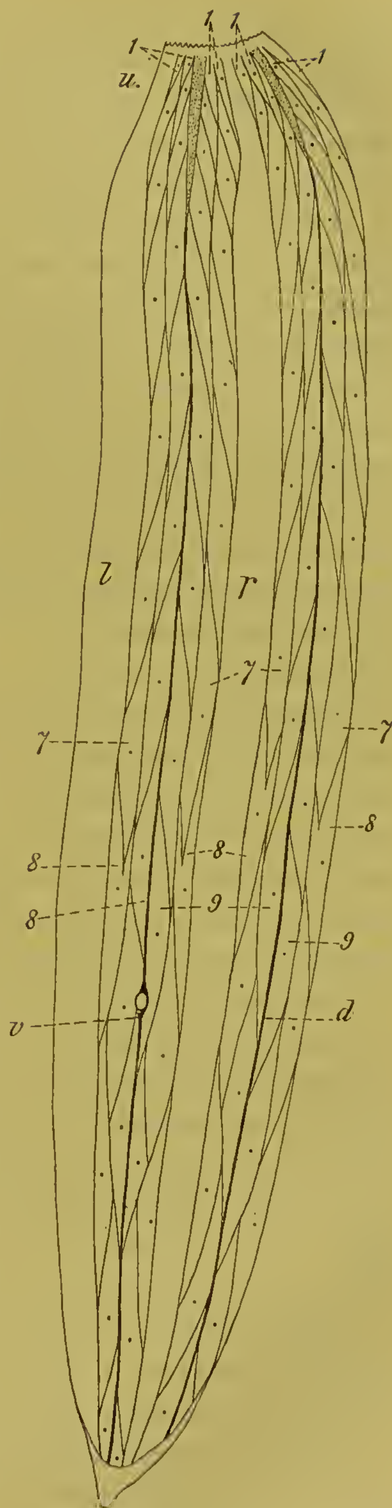
Eine Reihe von Organen besteht also auch noch bei den erwachsenen Rundwürmern aus Zellen von für die Art, vielleicht gar für die Gattung, typischer Form, Zahl, Anordnung und Bau, und bei der jungen Larve läßt sich bis zur Geburt überhaupt für jede Zelle des einen in jedem andern Individuum derselben Species die homologe finden, und jede dieser Zellen hat ihre bestimmte, in allen Einzelfällen übereinstimmende Genealogie. Man könnte fast sagen, daß jedes Entwicklungsstadium, das durchlaufen wird, bei allen Individuen Zelle für Zelle kongruent ist.

Übrigens besitzt nicht nur die Muskulatur der Oxyuren bis zu ihrer definitiven Ausbildung eine determinierte Entwicklung, sondern wir finden dasselbe auch noch bei andern Nematoden. So haben zwei Arten der Gattung *Sclerostomum* in jedem Muskelfeld 22, nur im linken

subventralen bloß 21 Zellen. Da dies mehr sind als der Nematodenlarve sonst zukommen, darf man hier wohl auf eine postembryonale Vermehrung schließen, die dann auch noch determiniert verlief. Die Entwicklungsart beherrscht also das Leben der Nematoden auch noch über die Geburt hinaus.

Es lassen sich hier noch einige Bemerkungen anknüpfen. In dieser Mosaikentwicklung liegt meiner Meinung nach, wie oben ausgeführt, der Grund für die Konstanz der Ganglienzellen. Ich sehe in ihr nicht wie Apáthy (1907) einen prinzipiell bedeutenden Punkt, sie ist vielmehr nur eine Seite der Konstanz histologischer Elemente bei Nematoden. Das habe ich 1907 näher ausgeführt.

Ferner finde ich hier ein hübsches Beispiel für »eine erhöhte Größe der Zelle und deren Teile bei dem ausgewachsenen Organismus, verglichen mit dem noch nicht ausgewachsenen«, wie es Heiberg kürzlich (1907) bei Vertebraten gezeigt hat. In dem Falle der *Oxyuris curvula* wächst also eine Muskelzelle von etwa 30 μ auf rund 6 mm heran, also linear um das 200 fache. Daß eine derartige Größenzunahme histologischer Elemente im Laufe der individuellen Entwicklung kein allgemeines Gesetz ist, betont Heiberg mit Recht. Bemerken möchte ich jedoch, daß auch die von ihm erwähnte Gleichheit der Zellgröße bei Riesen- und bei normalen Individuen sowie unter nahe verwandten Arten nicht verallgemeinert werden darf. Sie mag Geltung besitzen entsprechend dem histologischen Charakter einer bestimmten Klasse, bei den Nema-



Textfig. *u*.

Muskulatur eines Sklerostomum. Ansicht von innen. *r*, rechte, *l*, linke Seitenlinie. *d*. Dorsal-, *v*. Ventrallinie.

toden hat sie dieselbe nicht. So sind homologe Muskelzellen bei *Oxyuris curvula* zwölfmal so groß wie bei *Oxyuris vermicularis* und beim ♂ ersterer Form, wenn man das von Raillet (1883) oder Ehlers (1899) angegebene Gesamtmaß zugrunde legt, etwa fünfmal kleiner als bei den ♀♀.

Diese Tatsachen scheinen mir allen bisherigen Theorien zu widersprechen. Der Fall ist so drastisch, daß er mit einem allgemeinen Gesetz von der Konstanz der Zellgröße für eine Species, oder gar über deren Kreis hinaus, völlig aufräumt, in Übereinstimmung mit dem Resultat Pfeffers (1901) und A. Dimons (1901), der bei den aus Teilen des Samens gezogenen Pflanzen Bildungen aus relativ kleineren und zahlreicheren Zellen entstehen sah, und Zojas, der bei Medusen (1895) bei $^1/_2$-Larven ebenso viele, aber kleinere Zellen fand wie bei Ganzlarven. Zur Strassens Beobachtungen an *Ascaris*-Riesen beweisen auf unserm Spezialgebiet dasselbe. Aus dieser Zusammenstellung schon ergibt sich, daß das oben erwähnte Gesetz weder bei Mosaik noch bei Regulationseiern gilt.

Auch Boveris Anschauungen von der Abhängigkeit der Zellgröße von der Chromosomenzahl, deren Verallgemeinerung dieser Autor nur sehr reserviert angedeutet hat (1905), treffen hier nicht zu. Denn eine andauernde Vermehrung der Chromosomenzahl im ruhenden Kerne der Oxyuriden z. B. ist schwer anzunehmen. Da auch bei *Liriope* (Zoja, l. c.) diese Erklärung Boveris vermutlich nicht paßt, ist dieselbe auch weder für Mosaik noch für Regulationseier allgemein gültig.

Es sind bei Nematoden Zahl und Form der Zellen außerordentlich konstant, die Größe dagegen ist sehr variabel. Soll man nun mit Driesch (1898) hier fragen, warum bei den Oxyuren die Zellteilung aufhört, oder vielmehr wie kommt es, daß in der Muskulatur der meisten Nematoden später noch wieder eine lebhafte Zellteilung einsetzt. Diese und ähnliche Fragen, für die unser Fall ein besonders schönes Beispiel bietet, sind sicher interessant, aber scheinen einstweilen noch sehr schwer zu beantworten.

Merkwürdigerweise kommen bei Nematoden auch in betreff der räumlichen Konstanz Varietäten vor.

Erstens konnte ich Situs inversus beobachten. Zur Strassen hat denselben in einer Reihe junger Stadien 1894 festgestellt und dann bei der erwachsenen *Ascaris* am Excretionsorgan wiedergefunden.

Über die Verhältnisse der zahlreichen andern asymmetrischen Organe der Nematoden ist leider noch nichts in dieser Hinsicht bekannt. Es kämen in Betracht die ventralen Nerven, einzelne Ganglienzellen,

sowie sicher bei manchen Arten die Muskulatur, beim reifen Embryo ferner die Anordnung der Kerne in der dorsalen Ectodermreihe. In letzterer Beziehung hat H. MÜLLER (1903) schon auf Situs inversus aufmerksam gemacht, und ich kann seine Angaben nach mehreren Fällen bestätigen, die mir besonders bei *Cucullanus* und *Nematoxys* zu Gesicht kamen.

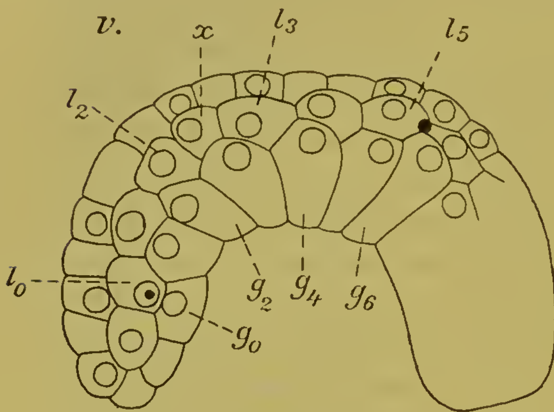
Sonst habe ich in diesem Kapitel der Zusammenstellung CONKLINS nichts hinzuzufügen. Ob sein Erklärungsversuch glücklich war, bleibt wohl dahingestellt. Dagegen kann ich, wie ich hier anfügen möchte, in den Erscheinungen des abnormen oder physiologischen Situs inversus der Gastropoden und ihrer Furchungsstadien den Beweis für eine spiralige Polarität nicht sehen. Daß inverse Furchung die Ursache eines inversen Erwachsenen ist, bestätigt sich, wie wir fanden, auch anderswo, wo von Spiralen keine Rede ist. Daß die Furchung mit abwechselnd dexiotropen und leiotropen Zellteilungen nicht in Zusammenhang mit der späteren Spiralwindung eines Eingeweidesackes zu stehen braucht, beweist das Vorkommen des Spiraltypus der Furchung auch bei völlig symmetrischen Tieren, z. B. Turbellarien (LANG 1884), während z. B. der mit einer Darmspirale ausgestattete Seeigel sich radiär furcht. Daß auch die Centrenstrahlungen hier nichts nützen, hat ebenfalls CONKLIN gezeigt.

Wenn man also überhaupt an eine Polarität der kleinsten Teile im Ei glaubt, so mag man auch eine Spiralpolarität annehmen. Jedenfalls bieten die Fälle von Situs inversus bei Mollusken keine Stütze der Polaritätslehre. Wünschenswert zur Lösung dieser Probleme wäre es, wenn sich unsre Kasuistik des Situs inversus vermehren ließe, was bei größerer Aufmerksamkeit auf diesen Punkt wohl gelingen müßte.

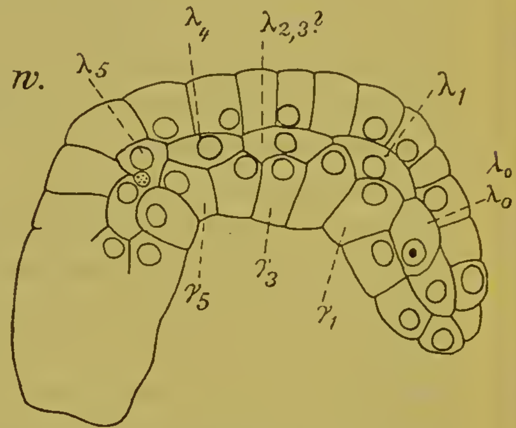
Die zweite räumliche Varietät besteht darin, daß in der Dorsalreihe die Ectodermkerne nicht genau alternierend von einer Seite zur andern wandern, sondern daß wir einmal in zwei Nachbarzellen die Kerne rechts, einmal links finden. Ich verweise hier auf die Textfig. *d*. Wie schon dort erwähnt, fällt auf, daß trotz der Abnormität des ganzen Verhaltens die Verteilung der Kerne auf die beiden Körperseiten ziemlich gerecht ist. Ich muß diese Verhältnisse, die mir noch durchaus nicht klar sind, der Vollständigkeit halber, hier erwähnen. Näher darauf eingehen möchte ich nicht und nur bemerken, daß mir eine Beeinflussung des Verhaltens einzelner Zellen durch den Gesamtorganismus oder ihre Nachbarn in diesem Falle fast wahrscheinlich ist.

Wesentlich schwerer noch zu erklären ist eine dritte Varietät, die ich ein einziges Mal bei *Cucullanus* fand und in Textfig. *v*, *w* abbilde.

Sie besteht darin, daß sieh in der reehten Lateralreihe eine Zelle zuviel, in der linken dagegen eine zuwenig findet. Die übrige Zellanordnung erseheint normal. Bei der Entstehungsart der in Frage kommenden Zellreihen ist es sehwer, sich von der Bildung dieser Abnormität eine Vorstellung zu maehen. Sieher wäre wohl das Studium derartiger Mißbildungen bei der Einfaehheit des Nematodenbaues sehr interessant; erfordert aber sehr reiches Material und viel Zeit.



Textfig. *v.*



Textfig. *w.*

Textfig. *v.* Varietät eines *Cucullanus*-Embryo von rechts. Textfig. *w.* Dasselbe von links. Bezeichnungen wie in den Tafeln (Martini, 05, 07). *x*, überzählige Zelle im rechten Seitenfeld.

Der Vollständigkeit halber sei hier noeh erwähnt, daß, wie bereits Goette (1882) für *Rhabditis nigrovenosa* angab und Boveri dann für *Ascaris* des näheren ausgeführt hat, bereits vom vierzelligen Stadium ab, ja schon etwas früher, vgl. zur Strassen (1903), die sogenannten Aehsenbeziehungen des Embryo bestimmt sind, also untersehieden werden kann, was vorn, hinten, oben, unten, reehts und links wird. So frühzeitig, wie es Conklin (1905) bei Ascidien festgestellt hat, werden hier die betreffenden Richtungen nicht kenntlieh. Ebenso früh gesehieht das ja beim Froseh (Roux, 1895 und Schulze, 1899), Immerhin werden diese Bestimmungen sehr früh auch bei Nematoden deutlieh. Man kann im vierzelligen Stadium in Übereinstimmung mit Boveri die Gegend des primären Ectoderms als dorsal, die des Entomesomers als ventral ansehen und den spitzen Winkel, den die Propagationszelle bezeiehnet, naeh hinten, den gegenüberliegenden naeh vorn sehen lassen. Daraus ergibt sieh links nnd reehts von selbst. Es würde hier dann die erste Furche die Dorsoventralachse kenntlich machen, die zweite die transversale nnd die longitudinale. Vorn nnd hinten wird jedoeh erst dureh die Bewegung der Zellen *EMSt* und P_2

sichtbar. Im übrigen messe ich dieser Betrachtungsweise keine sehr große Bedeutung zu. Das Wesentliche ist die prospektive Bedeutung der tatsächlich vorhandenen Blastomeren und nicht die Ontogenese gedachter Achsen.

Prospektive Bedeutung und organbildende Keimbezirke.

Die prospektive Bedeutung der Nematodenblastomeren ist verhältnismäßig gut bekannt, wenn auch noch mancherlei zu erforschen bleibt. Das Material verschiedener Prospektivität trennt sich verhältnismäßig früh. Meiner jetzigen Auffassung nach wird durch die erste Furche am animalen Pol nur ectodermales Material abgesondert, das Epidermis, Sinnesorgane, Nervenzellen, sowie die epitheloiden Organe des Oesophagus zu liefern hat. Beim Übergang zum vierzelligen Stadium trennt sich die Entomesodermanlage in Gestalt einer einzelnen Blastomere von der Keimbahn. Im achtzelligen Keim haben sich dann bereits Ento- und Mesoderm in je eine Zelle gesondert, und von der Keimzelle ist wieder ein somatisches ectodermales Element abgelöst. Die Mesodermzelle liefert die Muskulatur der Leibeswand und des Oesophagus, die Entodermzelle den Mitteldarm, die neu entstandene Ectodermzelle außer Epidermis wohl auch Nerven- und Sinneszellen. Nun löst sich von der Keimbahn noch ein ectodermales Element ab, das wohl Enddarmepithel und Drüsen bildet, vielleicht auch Ganglienzellen usw. Die restierende Urgenitalzelle tritt erst relativ spät wieder in Vermehrung ein.

Auf diesen Conspectus generalis kann nun die Einzelbesprechung folgen. Aus jeder der oben genannten Zellen stammt eine Familie von Elementen ab, die teils in ihrem histologischen Bau, teils in ihrem Teilungsrhythmus ihre Zusammengehörigkeit bekunden (vgl. meine Tabelle diese Zeitschr. Bd. LXXIV, S. 505). Nur die Mesodermzelle läßt nach vorheriger medianer Teilung aus jeder Hälfte noch zwei neue Gruppen hervorgehen, von denen sich die symmetrischen genau gleich verhalten. Für alle aus den genannten Zellen sich entwickelnde Gruppen hat Boveri Bezeichnungen eingeführt, die wir adoptiert und bisher bereits viel gebraucht haben.

Unter diesen Gruppen ist das spätere Schicksal des Entoderms streitlos. Aus ihm geht nur der ganze Mitteldarm hervor. Besonders strittig dagegen ist die prospektive Bedeutung der Mesoblasten und der Stomatoblasten, sowie die Frage nach dem Aufbau des Stomatodäums. Zur Strassen läßt die Mesoblasten am Oesophagus unbeteiligt sein, dieser wird allein und ganz von den Stomatoblasten gebildet. Boveri

nimmt dagegen an, daß außer letzteren auch Teile des primären Ectoderms an der Stomatodäumbildung beteiligt seien. Ich glaube, daß die Stomatoblasten auch zur Bildung der Leibeswandmuskulatur beitragen, im Oesophagus nur die Muskelzellen bilden und daher zu letzterem auch das primäre Ectoderm für die übrigen histologischen Elemente dazu kommt[1].

Zur Begründung meiner Auffassung möchte ich einmal die Zellzahlen, soweit sie für die Organe festgestellt sind, dann die Fig. 25 von 1903 heranziehen. Was letztere, die wichtigste tatsächliche Basis unsrer Erörterung betrifft, so kann ich nur sagen, daß in der Auffassung der einzelnen Zellen, soweit Boveri und zur Strassen ihre Analyse geführt haben, zwischen mir und diesen Autoren eine Differenz nicht bestand. Dasselbe trifft auch für die neueren Beobachtungen von H. Müller zu. Endlich ist zu erwähnen, daß nach meinen Beobachtungen 1903 nach dem Stadium der Fig. 25 in den meisten Zellen nur noch eine, höchstens in einigen zwei Teilungen vor sich gehen. In dieser Auffassung weiche ich von H. Müller ab, bleibe aber mit der späteren Zellenzahl in Übereinstimmung.

Es würden demnach die Mesoblasten höchstens die Zahl 64, wahrscheinlich nur 32 erreichen. Diese würden aber für die wahrscheinlich 65, vielleicht mehr, Muskelelemente nicht ausreichen. Dazu hätten sie auch noch im Vorderende die Bindegewebszellen zu bilden. Es müssen also noch Elemente einer andern Gruppe beteiligt sein. Da liegt es denn doch wohl am nächsten, daß die zum Teil lateral unmittelbar ans Mesoderm angelagerten Stomatoblasten hier aushelfen, denn wie ich schon früher bemerkte, erscheint der Lage nach ihre Anteilnahme an der Vorderdarmbildung ausgeschlossen. Erscheint mir damit eine Beteiligung der Stomatoblasten am Aufbau der Körperwandmuskeln fast gesichert, so muß ich anderseits mit Boveri sagen, daß die ventrale Einziehung bei der Bildung des Stomodäums nach vorn bis in den Bereich des primären Ectoderms vordringt. Die Wahrscheinlichkeit einer Beteiligung des letzteren gewinnt auch dadurch, daß die Zahl der Stomatoblasten für den ihnen zugemuteten Prozeß wahrscheinlich nicht ausreicht.

---

[1] Wenn ich 1903 dies letztere auch an der Rumpfmuskelbildung beteiligt glaubte, so rührte das, wie schon oben bemerkt, davon her, daß ich bei der Larve des polymyaren *Cucullanus* mehr Muskelzellen voraussetzte als meiner Beobachtung nach die in der entsprechenden Gegend vorhandenen Meso- und Stomatoblasten liefern konnten. Inzwischen ist von mir die meromyare Natur der Nematodenlarve erkannt, so daß das beregte Argument sich als unrichtig erweist.

Da nun die von den sogenannten Stomatoblasten an die Körperwandmuskeln abgegebene Zahl vermutlich etwas mehr als 32 beträgt, so würde diese Gruppe im Verhältnis 48 zu 12, vermutlich sogar noch ungerader geteilt werden, so daß für nahe verwandte Zellen ganz verschiedene prospektive Bedeutung herauskommen würde, wenn nicht die dem Stomodäum verbleibenden Elemente dieser Gruppe auch muskelbildend wären. Es ist ein solcher Fall nicht unmöglich, paßt aber schlecht in die sonstigen Erscheinungen der Nematodenontogenese. Erleichtert wird unsre Annahme durch die oben entwickelte Auffassung des Oesophagus. Nur eine genaue Untersuchung über die Bildung dieses Organs wird jedoch die definitive Entscheidung bringen können. Leider treten in der in Frage kommenden Zeit anscheinend histologische Unterschiede im ganzen vorderen Teil der von den Ectodermen und Stomatoblasten gebildeten Haube kaum hervor.

Wie im vorhergehenden schließe ich mich auch in betreff der prospektiven Bedeutung der Ectoderme im wesentlichen an Boveri an. Bei dieser Angelegenheit kann ich mich zugleich wieder auf Müller berufen. Es handelt sich um das Folgende. Zur Strassen hatte vermutet, daß die Zellen des primären Ectoderms später einen relativ kleinen Anteil der Oberfläche ausmachen, die hauptsächlich aus sekundärem Ectoderm bestehe. Dagegen sprach sich Boveri aus, und zur Strassens Schüler Müller hat dann gezeigt, daß wenigstens 12 bis 14 sekundäre Ectodermzellen an der Hautbildung beteiligt sind. Nach meinen Beobachtungen bilden sie etwa ein Viertel (hinten dorsal) der ganzen Epidermis. Recht hatte Boveri damals mit seinem Einwurf, »die Annahme (zur Strassens), daß diejenigen Ectoblastzellen, die sich jeweils stärker färben, die Abkömmlinge von AB, die mit hellem durchsichtigen Plasma Abkömmlinge von C''« seien, erscheine ihm willkürlich, da »beide Arten von Zellen durch alle Arten von Abstufungen ohne Grenze ineinander übergehen«. Daß aber an manchen Embryonen der besagte Unterschied überhaupt nicht hervortritt, stimmt wohl bei keinem bisher genau untersuchten Rundwurm. Die folgende Argumentation, er (Boveri) halte es für unmöglich, daß die Zellen des Vorderendes, die an Masse einen kleinen Bruchteil des Embryos ausmachen, aus der Zelle AB, d. h. aus der größeren Hälfte des Eies stammen, ist wohl sicher nicht richtig. Denn die außer dem Oesophagus dort gelegenen Zellen dürften die Hälfte aller Zellen des Embryo sein. Immerhin ist Boveris Endschluß, daß das sekundäre Ectoderm einen größeren Raum (nicht aber fast die ganze Oberfläche) beim erwachsenen Embryo bedecken mag als bei jüngeren Stadien, durch die

späteren Feststellungen durchaus bestätigt. Bezüglich des primären Ectoderms ergibt sich aus dieser Betrachtung, daß es Epidermis-, Nerven- und Sinneszellen und Teile des Vorderdarmes bildet.

Größer noch sind die Differenzen bezüglich des sekundären Ectoderms. Daß ein Teil desselben Epidermis bildet, ist ja gesichert. Auch die übrigen Elemente dieser Familie hält Boveri für ectodermal, zur Strassen und Müller dagegen für mesodermal. Der gleiche Widerspruch besteht bezüglich des tertiären Ectoderms. Verfasser hatte sich Boveri angeschlossen. Die tatsächlichen Grundlagen sind nicht strittig. Vergleicht man meine Fig. 25 (1903) mit Müllers Fig. 3 u. 5, so wird man zugeben, daß die Nachbarschaftsverhältnisse in beiden die gleichen sind. Ein aufgerollter *Cucullanus*-Keim würde der Müllerschen, ein ausgebreiteter *Ascaris*-Keim meiner Figur entsprechen. Das wirkliche Schicksal hat keiner von uns beobachtet. Nun möchte ich zunächst bemerken, daß zwar ein Teil der fraglichen Zellen in der Körpergegend liegt, in die sich die Muskelbänder noch erstrecken. Dorthin könnten sich die Mesoblasten aber sehr wohl verschieben, müßten sie doch nach der Müllerschen Rollenverteilung kopfwärts noch weiter wandern, um das Vorderende zu erreichen. Anderseits erstrecken sich die tertiären und sekundären Ectodermzellen nach vorn nur bis zur Genitalanlage. In der von ihnen eingenommenen Region kommen also höchstens 16 Muskelzellen zur Entwicklung. Dagegen beanspruchen die Körperdecke, die Nerven- und Sinneszellen der Aftergegend und der Enddarm selbst ein recht beträchtliches Bildungsmaterial. Die Entscheidung steht noch aus. Immerhin zwingt uns einstweilen nichts unsern Standpunkt zu ändern.

Die Angelegenheit hat Bedeutung. Daß die Entodermzellen sich frühzeitig völlig von den übrigen Entwicklungsbahnen trennen, ist wohl nicht so selten, so früh wie bei den Nematoden aber doch wohl noch nicht beobachtet. Ist nun die Anschauung richtig, daß Stomato- und Mesoblasten die gesamte Muskulatur aufbauen, so würden wir auch das ganze Mesoderm von einer Blastomere des achtzelligen Stadiums abzuleiten haben. Es würde sich also eine sehr frühe Trennung der Elemente verschiedener Prospektivität finden, und zwar nach Keimblättern, während Sinnes- bzw. Nervenzellen noch bis spät mit Epidermiszellen im Gemenge liegen bleiben. Im andern Fall würden die Verhältnisse hier sehr ähnlich liegen wie bei Ascidien (Conklin, 1905), wo sich auch die organbildenden Gruppen nach und nach aus Zellen verschiedener Abkunft zusammensetzen. Über die weiteren Erörterungen,

die sich hier machen ließen, möchte ich nicht vor Lösung der zugrunde liegenden Frage selbst sprechen.

Nachdem wir nun, so gut es geht, die einzelnen Organe und Gewebe der jungen Larve und des erwachsenen Tieres auf einzelne Furchungszellen bezogen haben, können wir einen Schritt weiter auf die frühesten Stadien zurückgehen und fragen, ob das Prinzip der determinierten Entwicklung auch auf den ungefurchten Keim der Nematoden anwendbar ist, d. h. ob die Schicksale der einzelnen Teile des befruchteten Eies auch schon ganz bestimmte sind. Das wäre sicher der Fall, und wir könnten ZUR STRASSENS bezügliche Zeichnungen ohne weiteres adoptieren, wenn wir intracelluläre Materialverlagerungen ausschließen könnten. Daß dieselben bei Tieren überhaupt vorkommen, ist bewiesen von CONKLIN (1905 II.) am Ascidienei, von WILSON (1904) bei den Eiern von *Dentalium*, wo das Material des Dotterlappens sehr lebhafte Bewegungen ausführt und endlich teilweise von einem Pol zum andern strömt. Ähnliche Bewegung beschreibt FISCHEL (1903) für den Inhalt der *Beroë*-Blastomeren beim merkwürdigen Einschneiden der vierten Furche. Auch die Wanderung des Dotters im Ei von *Asplanchna* (JENNINGS 1896) und die häufige Richtungsänderung von Furchungsspindeln läßt sich hierher ziehen.

In allen diesen Fällen ist die Richtung der Bewegung konstant, in dieser Beziehung läßt sich also auch auf die intracellulären Prozesse das Prinzip der determinierten Entwicklung anwenden. Wir könnten es als das beherrschende auch bezüglich des ungefurchten Eies ansehen, wenn wir nicht auch Bewegungsvorgänge kennten, von denen ein konstanter Effekt betreffs der Stoffanordnung in der Zelle noch nicht nachgewiesen ist, so die amöboiden Bewegungen mancher Furchungszellen und die karyokinetischen Strahlungen mit ihren Folgen für die Zellform. In diesen letzteren Fällen wäre denkbar, daß wenigstens zwischen gleichwertigen Bestandteilen des Eies regellose Verschiebungen stattfänden, so daß damit die gesetzmäßige Beziehung einzelner Eiteilchen zu bestimmten Örtlichkeiten in höheren Stadien vereitelt würden. Dasselbe würde der Fall sein, wenn die oben erwähnten intracellulären Ströme nur der Richtung, nicht aber auch dem Umfang nach konstant wären, so daß sie in dem einen Fall noch auf eine Gegend des Keimes weitergreifen würde, die im andern in Ruhe bliebe. Auch das scheint geeignet, eine typische Beziehung zwischen ungefurchtem und gefurchtem Keim zu stören. Einen extremen Fall dieser Art hat uns ZUR STRASSEN an den Dottertröpfchen von *Ascaris* kennen gelehrt, die ursprünglich gleichmäßig verteilt, sich bei den Teilungen AB/P_1, $P_1/EM\,St$ und $M\,St/E$

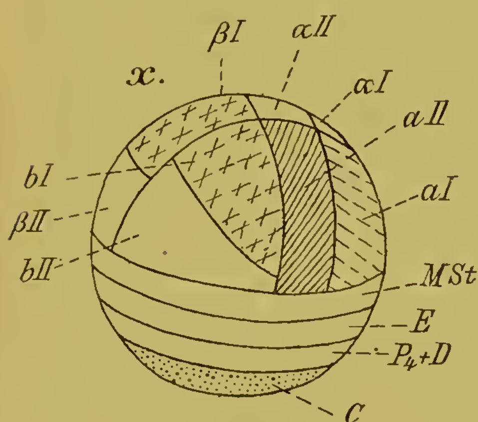
in die stets zu zweit genannte Zelle begeben, alle, oder viele, oder nur die Hälfte. Und doch herrscht hier keine Willkür. Jede Brut verhält sich gleichartig, so daß man vielleicht diese Varietät als bereits im Ovar gebildet ansehen kann. Fast möchte man hier von einer Variabilität der Determination sprechen. — Wo sich dagegen ein konstanter Umfang ergibt, könnten selbst solche Entmischungs- oder Differenzierungsprozesse, wie ihm im *Asplanchna*-Ei der Dotter seine Entstehung verdankt, völlig in den Rahmen des Determinationsprinzips passen, wenn es natürlich auch dem Prinzip der organbildenden Keimbezirke diametral entgegengesetzt ist.

Immerhin ist zu beachten, daß uns in der ganzen organischen Natur nirgends absolute stoffliche Gleichheit begegnet, daß kleine Abweichungen schon bei der Furchung bezüglich der relativen Größe der Zellen vorkommen, wurde bereits oben erwähnt. Und so müßten wir auch wohl beim Nachweis des determinierten Ablaufes der Strömungen im Ei und bei der Ausdehnung des Mosaikprinzips auf den ungefurchten Keim der Nematoden geringe Abweichungen im Umfange der Bewegungen mit in den Kauf nehmen. Übrigens ist zu bedenken, daß individuelle Unterschiede in den morphogenen Einzelprozessen sich bezüglich des Resultates kompensieren könnten.

Bei der Besprechung der organbildenden Keimbezirke müssen wir uns darauf beschränken, wie ZUR STRASSEN, einfach entsprechend der beobachteten Bewegungs- und Teilungsrichtung die Blastomeren ins Ei zu projizieren. Es wird einem nicht leicht gemacht, von HIS' Vorstellungen ein klares Bild zu gewinnen. Gibt er doch in einem 28 Seiten langen Artikel über das Prinzip der organbildenden Keimbezirke (1901), in dem er sich sehr über das geringe Verständnis andrer beklagt, nur zwei Sätze[1], aus denen man einiges, wenn auch nur Negatives, zur näheren Bestimmung seiner Gedanken entnehmen kann. Zunächst soll das Prinzip »eine unmittelbare Folgerung aus den zu machenden Beobachtungen« sein. Dann ist es aber vom Determinationsprinzip verschieden. Denn das war 1875 am Hühnerei nichts weniger als erwiesen. In dieser Beziehung handelt es sich also nur um einen in die allgemeinsten Tatsachen hineingelegten Gedanken. Der zweite Satz betrifft die Ausdehnung des Prinzipes auf das ungefurchte Ei und besagt, daß »die Möglichkeit ihrer (der Theorie) Aufrechterhaltung davon abhängt, ob im Eiplasma oder zwischen den daraus entstehenden Blastomeren Verschiebungen vor sich gehen oder nicht«.

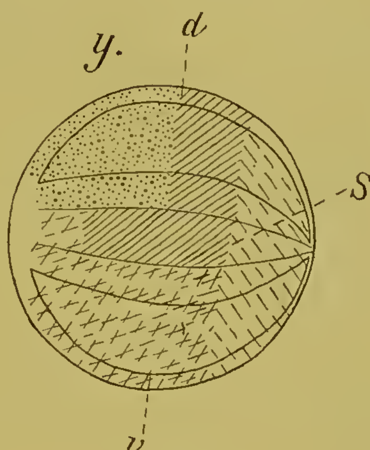
[1] Beide Sätze sind vom Verfasser anscheinend nicht als Erklärungen gedacht, aber doch das einzige, was sich in dem Artikel als solche brauchen läßt.

Für die erste Art der Verschiebung zeigt uns besonders JENNINGS' bereits zitierte Beobachtung am Dotter von *Asplanchna* ein günstiges Beispiel und beweist gemeinsam mit den oben erwähnten ähnlichen Fällen, daß das HISsche Prinzip für den ungefurchten Keim nicht aufrecht zu erhalten ist. Für die Zellverschiebung und die aus ihr resultierenden Verbände, deren Zell- bzw. Plasmamaterial in früheren Stadien nicht beisammen gelegen hat, gibt die Nematodenentwicklung recht lehrreiche Beispiele. Die untenstehende Figur zeigt, in das



Textfig. *x*.

Ursprungsterritorien der Epidermis unter Benutzung einer Figur von ZUR STRASSEN (1906). Bezeichnung wie bei BOVERI und sonst in dieser Arbeit gebraucht. Ansicht des Eies von der rechten Seite, etwas von oben und hinten, Die Materialien für die ersten 12 Zellen sind abgegrenzt eingezeichnet, soweit sich ihre Territorien als Furchungsrichtung und Zellverschiebung beurteilen lassen.



Textfig. *y*.

Die Anteile der einzelnen Epidermis bildenden Zellgruppen an letzterer. Embryo durch anteroposteriore Verkürzung zur Kugel umgeformt gedacht. *S*, das dreiteilge Seitenfeld; *d*, Dorsal-, *v*, Ventrallinie. Schraffierungen wie bei Textfig. *x*. Die Schraffierungen mit durchbrochener Linie hypothetisch. Ansicht, da diese Verhältnisse symmetrisch sind, wie von der rechten Seite.

ZUR STRASSENsche Schema eingetragen, die Ursprungsterritorien der Seitenfelder, die zweite auf der zur Kugelform verkürzt gedachten Larve dieselben Elemente. Man sieht hier leicht, daß dasselbe Organ von recht verschiedenen Teilen des Eies sein Material bezieht.

Die Rückenlinie ist doch sicher ein einheitliches Organ, sie bildet sich aber aus Materialien, die im Ei in sehr verschiedenen Territorien gelegen sind. Der vordere Teil ist in der Eizelle nur rechts in der *aII*-Region vertreten, der hintere würde an den äußersten vegetativen Pol zu projizieren sein. Dazu kommt, daß sich Teile beider Distrikte von dorsal her mit Teilen aus der *b*- und *β*-Gegend zur Bildung der Seitenfelder vereinigen.

Durch die mit der Furchung einhergehenden Zellverschiebungen

werden diese Divergenzen immer geringer. So liegen im vierzelligen Keim die Verhältnisse schon wesentlich günstiger für das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und noch mehr im Zwölfzellenstadium. Übrigens hat ja auch His das Prinzip im wesentlichen für den gefurchten Keim aufgestellt. Anderseits ist aber selbstverständlich, daß die Lagebeziehungen der Elemente sich mit dem Fortschreiten der Entwicklung mehr und mehr der definitiven Anordnung nähern. Dafür braucht man keine besonderen Prinzipien. Daß trotzdem noch recht spät in der Nematodenentwicklung Prozesse sich abspielen, die getrennte Elemente zusammen führen, zeigt die Bildung der Seitenfelder, bei der mit einem Male Zellen der rechten Körperhälfte zum Aufbau der linken Seitenfelder und umgekehrt herangezogen werden.

Diese Beispiele sind von Organen gewählt, die nur von einem Keimblatt stammen, so daß die Schwierigkeiten, die durch Verbindung verschiedener Keimblätter entstehen, noch gar nicht in Betracht gezogen sind.

Was hier gezeigt werden sollte, ist, daß die Entwicklung nicht (wenigstens nicht bei allen Tieren) durch bloße Delaminationen und Faltungen zustande kommt, sondern auch durch feinere Zellverschiebungsvorgange, durch welche die beteiligten Elemente neue Anschlüsse gewinnen und zum Teil ganz neue Verbände gebildet werden. Es ist also eine einfache Projektion des erwachsenen Tieres ins Ei nach Öffnung, Dehnung, Streichung usw. durchaus nicht in allen Fällen möglich, genau wie sich nicht in allen Fällen die ersten Furchungskugeln als Bildner senkrechter Ausschnitte des definitiven Organismus darstellen.

Sind nun meine Beobachtungen auch nicht geeignet, über die Frage der Autodetermination der Blastomeren Auskunft zu geben, so muß ich doch der Vollständigkeit halber hier noch einmal auf die schönen Beobachtungen zur Strassens hinweisen, die beweisen, daß isolierte Blastomeren sich so furchen, wie sie es als Teile des Ganzen getan haben würden und auch eine Reihe von Bewegungen unabhängig von ihrer normalen Lage im Ganzen regelrecht ausführen. Es begegnen sich die Nematoden hier also mit Gruppen wie Ctenophoren (Chun 1880, Fischel 1897), Gastropoden (Crampton 1896, Wilson 1904), Nemertinen (Zeleny 1904), Ascidien (Chabry 1887, Conklin 1905).

Bei allen diesen Tieren hat man also die zum normalen Ablauf der Furchung bzw. Bewegung notwendigen Kräfte und Reize in der jedesmal in Betracht kommenden Zelle selbst zu suchen. Diese Auffassung haben wir vielleicht auch auf den Gastrulationsprozeß selbst auszudehnen.

Organbildende Substanzen sind bei Nematoden überhaupt noch nicht entdeckt. Doch möchte ich darauf aufmerksam machen, daß, wenn wir mit zur Strassen die ersten Furchen in die Eizelle projizieren, das Entodermmaterial mit dem Mesoderm in einer unter dem Äquator gelegenen Zone enthalten ist. Trotz der völlig abweichenden Furchung würden wir dasselbe in der Eizelle also an demselben Ort treffen wie bei *Strongylocentrotus*.

c. Bedeutung der Rhabditislarven für die Systematik.

Es wären zum Schlusse noch einige Worte über die Bedeutung bzw. Deutung der vorgebrachten Tatsachen in Rücksicht auf die Systematik der Nematoden zu sagen.

Die ersten Teile der Arbeit hatten erwiesen im Zusammenhang mit den Arbeiten von Boveri und andern, daß bei allen Nematoden sich genau dieselbe Furchung abspielt, daß wir das vier-, acht- usw. zellige Stadium bei diesen Formen völlig gleich finden. Auch auf dem Stadium der Blastula herrscht größte Übereinstimmung. Müssen wir nun, dem biogenetischen Grundgesetz folgend, für alle Rundwürmer eine Zellkugel mit geringer Höhlung und etwa 24 Zellen, von denen zwei besonders große die Ernährung besorgten, als Vorfahrenform ansehen? Man wird mir zugeben, daß das recht schwer vorzustellen ist, und daher geneigt sein, die ganzen aus der determinierten Furchung sich ergebenden Verhältnisse der Spezifikationen der Blastomeren nicht ohne weiteres auf die erwachsenen Vorfahren zu übertragen. Man müßte sich vielleicht überhaupt etwas mehr vorsehen, so junge Entwicklungsstadien, wie Blastula und Gastrula, in so hervorragendem Maße zur Grundlage der phylogenetischen Spekulation zu machen. Man tut das doch auch mit dem zwei-, vier- usw. zelligen Stadien nicht, sondern sieht in ihnen nur notwendige Übergangsformen. Irgend eine Blastula oder Gastrulaform muß aber doch auch schließlich jeder tierische Organismus durchlaufen, um ein Gebilde aus mehreren gesonderten Schichten zu werden. Man brauchte also in Blastula und Gastrula auch nur notwendige Übergangsbildung zu sehen.

Fassen wir so die determinierte Entwicklung und die sie veranlassende Selbstdifferenzierung als cenogenetisch auf[1], so würden wir annehmen, daß in der Entwicklung der Natur ursprüngliche abhängige Differenzierung in Selbstdifferenzierung überging. Dabei könnte der

[1] Daß der eben gegebene Gedankengang nicht der einzige mögliche ist, werden wir unten sehen.

ursprüngliche Differenzierungsmodus sich häufig unterstützend, gewissermaßen als doppelte Sicherung erhalten haben, wenn er dann für unsre Beobachtung auch von dem Selbstdifferenzierungsprozeß verdeckt wäre. Ein Beispiel hierfür wären die für die Linsenbildung von Lewis (1904), Spemann (1905 und 1907) und King (1905) beigebrachten Tatsachen. Auch die von Braus (1906) beobachteten Verhältnisse bei der Entbindung der Froschextremität aus dem Kiemendeckel sprächen für Übergang von abhängiger in Selbstdifferenzierung.

Nehmen wir nun an, von den Vorfahren der Nematoden habe keiner so ausgesehen wie die heutige Blastula, woher dann die Übereinstimmung? Konvergente Züchtung? Mir scheint es schwer vorstellbar, daß bei verschiedenen, wenn auch sehr ähnlichen Tieren die gleichen Bedürfnisse einer raschen Ausbildung den physiologischen Prozeß des Werdens in so genau gleiche Bahnen gedrängt haben sollte. Es will mir vielmehr wahrscheinlicher erscheinen, daß schon die den Nematoden gemeinsamen Vorfahrenformen dieselbe determinierte Entwicklung zeigten, wie die jetzigen Vertreter der Gruppe.

Damit würden wir ein wichtiges Mittel in die Hand bekommen, um über die nahe Verwandtschaft einer Tierform mit dem Kreise der parasitischen Rundwürmer entscheiden zu können. Von *Mermis* kann ich angeben, daß das was ich von ihren Embryonen gesehen habe, mit den Verhältnissen bei den übrigen Nematoden übereinstimmt, wie wohl überhaupt für diese Gattung die Zugehörigkeit zu unsrer Würmerklasse feststeht (vgl. M. Rauther 1907). Über *Gordius* kann ich leider keine Angaben machen, da mir kein Material zur Verfügung stand.

Nach unsrer Auffassung könnte also die *Rhabditis*-Larve ein Durchgangsstadium gewesen sein, das die Vorfahren der jetzigen Nematoden schon ebenso oder ähnlich besessen hätten, ohne jemals im ausgebildeten Zustand rhabditiform gewesen zu sein. Die jetzt lebenden Rhabditiden wären dann als neotenisch anzusehen. Ich kann hier auf die Frage der Neotonie nicht eingehen, möchte jedoch bemerken, daß ebensowohl die jetzige Gattung *Rhabditis* für ursprünglich gelten kann und die höher entwickelten Nematodenformen für abgeleitet. Ich selbst neige der letzteren Meinung zu. Das habe ich am andern Orte (1907) begründet und dort auch den sich ergebenden Schluß gezogen, daß die Schneidersche Systematik im Prinzip zu Recht besteht und seine Meromyarier als die niedrigste Gruppe der Nematoden anzusehen sind.

Es würde sich hier möglicherweise eine Gelegenheit bieten, über das wirkliche Alter cenogenetischer Fälschungen nachzuforschen. Ist die *Rhabditis*-Larve mit ihrem typischen Bau und ihrer determinierten

Entwicklung wirklich der Ausgangsform der Nematoden nahe, so daß wir sagen können der gemeinsame Vorfahr der Nematoden besaß bereits dieselbe oder eine sehr ähnliche Ontogenie wie die jetzt lebenden Arten, so sind die cenogenetischen Formen dieser Entwicklung so alt wie die Klasse der Rundwürmer selbst. Es scheint nun allerdings gerade bei diesen skeletlosen Tieren das geologische Alter schwer festzustellen. Immerhin bietet ihre Verbreitung in den Wirtstieren einen Anhalt und aus Iherings (1903) Beobachtungen geht hervor, daß die Entozoen ein alter Stamm des Tierreichs sind und manche ihrer Arten sicher bis ins Miocän zurückreichen.

Die Verbreitung der Gattung *Ascaris* und ihrer Unterabteilungen läßt die Vermutung aufsteigen, daß diese Parasiten sich mit dem Stamm der kranioten oder wenigstens der gnathostomen Wirbeltiere entwickelt haben. Damit würden wir endoparasitische Nematoden bis ins obere Silur ansetzen können, und diese würden nach der oben gegebenen Ableitung auch von jener Urform mit determinierter Entwicklung abstammen. Es würde uns das dazu führen, denStammbaum der Nematoden und mit ihm die Existenz der Mosaakeier bis in die ältesten geologischen Epochen zurückreichen zu lassen, aus denen wir Fossilien kennen.

Dieser sehr hypothetischen Betrachtung können wir zum Schluß würdig ein paar Worte darüber anreihen, ob die Mosaikeier den Regulationseiern gegenüber nicht das primäre Verhalten zeigen, im Gegensatz zu dem oben S. 227 Bemerkten. Besonders könnte man, gestützt auf ihre außerordentliche Verbreitung, die deskriptiv determinierte Entwicklung mit demselben Recht für palingenetisch nehmen, wie die Invaginationsgastrula. Man könnte die einzelnen Formen dieser Entwicklung entstanden denken als Modifikationen des Teilungsmosaiks, das bei einigen Protozoenkolonien besteht, z. B. bei *Eudorina, Volvox, Gonium* (Bütschli 1882).

Die ganze Frage erscheint prinzipiell nicht bedeutungslos, ihre Behandlung stößt aber auf mancherlei Schwierigkeiten und würde uns hier zu weit führen.

Rückblick.

Zum Schluß fassen wir die Hauptresultate unsrer Nematodenuntersuchungen zusammen.

I. a. Cöloblastula und Placula, epibolische und Invaginationsgastrula treten bei den einzelnen Arten der Rundwürmer in

verschiedenem Maße für einander ein und erweisen sich dadurch als unbedeutende Varietäten derselben Grundform.

b. Der Urmund schließt sich völlig und steht in keiner Beziehung zu den Körperöffnungen. Ebenso obliteriert der Urdarm vollständig.

c. Ein Cölom besitzen die Nematoden nicht, sondern eine primäre Leibeshöhle, demgemäß haben wir auch bei ihnen keinen Mesoblast, sondern ein Mesenchym vor uns, wenn auch die ausgebildete Muskulatur einer Epithelmuskularis ähnelt.

d. Subcuticula und Längsfelder bilden zusammen die ectodermale Epidermis, die Matrix der Subcuticula. Sie bestehen aus fünf Reihen großer Zellen, deren Körper mit den Kernen in den Längslinien liegen. Während sich hinten nur in den in sich wieder symmetrisch gebauten Seitenlinien Kerne finden, und zwar je drei Reihen, kommen vorn in jeder Längslinie Kerne vor.

e. Die Muskulatur sondert sich aus den einschichtigen, neben dem Darm gelegenen Mesodermplatten in die vier Muskelbänder, die meromyaren Bau zeigen. Bindegewebskerne fehlen im mittleren Körperteil der Larve.

f. Der Vorderdarm besteht aus ectodermalen Elementen: den Drüsen und sog. Kantenzellen usw., und den von den Stomatoblasten gelieferten mesodermalen Muskelzellen.

Der Mitteldarm bildet sich aus zwei entodermalen Zellreihen und erhält sein Lumen ohne Zusammenhang mit dem Urdarm durch Spaltbildung zwischen beiden Reihen.

Der Enddarm wird vermutlich von Ecto- und Mesoderm gebildet.

g. Die Geschlechtszellen zeigen früh von den somatischen differente Kerne.

II. h. Die Nematodenentwicklung ist völlig determiniert von der ersten Furchung bis zur Geburt des typischen jungen Rundwurms. Das Mosaikprinzip zeigt sich in manchen Fällen noch über diesen Zeitpunkt hinaus nicht nur dadurch, daß die einmal gewonnene Konstanz histologischer Elemente fürs Leben erhalten bleibt, sondern auch darin, daß noch spätere Zellteilungen determiniert verlaufen.

i. Die Entwicklung stimmt auf jungen Stadien bei allen Nematoden überein, bis zur Geburt treten in den meisten Organen nur höchst geringfügige Speciesunterschiede auf. Auch beim erwachsenen Tier gibt es Organsysteme, die innerhalb derselben Gattung Zelle für Zelle übereinstimmen.

k. Jede einzelne Zelle mancher Organe wächst im individuellen Leben erstaunlich, und bei nächstverwandten Arten sind homologe

Zellen sehr verschieden groß. Daher kann weder der Ansicht, die Zellgröße sei für eine Art oder kleine Gruppe konstant, noch der, daß dieselbe von der Chromosomenzahl abhänge, über den Kreis hinaus, für den sie ermittelt wurde, Bedeutung zukommen.

l. Außer Situs inversus kommen einige noch unerklärte räumliche Abnormitäten zur Beobachtung. Die zeitliche Konstanz der Entwicklung ist labiler.

m) Die erste Ursomazelle (Stad. 2) liefert die ectodermalen Teile des Oesophagus, etwa $^3/_4$ der Epidermis, Sinnes- und Nervenzellen. Die zweite Ursomazelle (Stad. 4) liefert aus ihrer hinteren Tochterblasomere (Stad. 8) den Mitteldarm, aus der vorderen vermutlich das Bindegewebe und die Muskulatur, die dritte Ursomazelle (Stad. 8) liefert $^1/_4$ Epidermis, ferner vermutlich Nerven- und Sinneszellen, die vierte (Stad. 24) ebenfalls das letztere, außerdem die Epithel- und Drüsenzellen des Enddarmes.

n) Ob man das Determinationsprinzip auf den ungefurchten Keim anwenden kann, ist wahrscheinlich, doch nicht sicher.

III. o. Die meromyare Nematodenlarve ähnelt in der Muskelanordnung sehr den Oxyuren und läßt die Meromyarier als die primitivste Nematodengruppe, mithin das SCHNEIDERsche System in seinen Grundzügen als berechtigt erscheinen.

Literaturverzeichnis.

1. APÁTHY. 1893. Über die Muskelfasern von Ascaris usw. Zeitschr. wiss. Mikrosk. Bd. X.
2. — 1907. Meine angebliche Darstellung des Ascaris-Nervensystems. Zool. Anz. Bd. XXXII.
3. BAGGE. 1841. De evolutione Strongyli auricularis et Ascaridis acuminatae dissertatio. Erlangae.
4. BONNEVIE. 1901. Chromatindiminution bei Nematoden. Jenaische Zeitschr. f. Nat. XXXVI. Bd. (N. F. 29).
5. BOVERI. 1892. Über die Entstehung des Gegensatzes der Geschlechtszellen und der somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. München Bd. VIII.
6. — 1899. Die Entwicklungsgeschichte von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift zum 70. Geburtstag von Karl v. Kupffer. Jena.
7. — 1905. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. XXXIX.

8. Braem. 1895. Was ist ein Keimblatt? Biol. Centralbl. Bd. XV.
9. H. Braus. 1906. Vordere Extremität und Operkulum bei Bombinator-Larven. Morphol. Jahrb. Bd. XXXV.
10. Bütschli. 1876. Zur Entwicklungsgeschichte des Cucullanus elegans. Diese Zeitschr. Bd. XXVI.
11. — 1882. Protozoen in Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. I.
12. Chabry. 1887. Contributions à l'embryologie normale et pathologique des ascidiens simples. Journal de l'Anatomie et de Physiol.
13. Chun. 1880. Ctenophoren. Fauna und Flora des Golfs von Neapel I.
14. Cobb. 1888. Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden. Jenaische Zeitsehr. Bd. XXIII. (N. F. 16).
15. E. G. Conklin. 1897. The Embryologie of Crepidula. Journ. of Morph. Vol. XIII.
16. — 1903. Cause of Inverse Symmetry. Anat. Anz. Bd. XXIII.
17. — 1905 I. Mosaïkdevelopment in Ascidian Egg. Journ. exper. Zool. II.
18. — 1905 II. The Organization and Cell-Lineage of the Ascidian Egg. Journ. of the Acad. of Nat. Sc. Philadelphia. Bd. XIII.
19. Conte. 1902. Contributions à l'embryologie des Nématodes. Annales de l'Université de Lyon I. 8.
20. Crampton. 1896. Experimental Studies on Gastropod Development. Arch. Entwicklungsmech. III.
21. Diesing. 1851. Systema Helminthum.
22. H. Driesch. 1898. Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Arch. Entwicklungsmech. Bd. VI.
23. Dimon. 1901. Experiments on Cutting off Parts of the Cotyledons of Pea and Nasturtium seeds. Biol. Bull. II.
24. Dujardin. 1845. Histoire naturelle des Helminthes. Paris.
25. Ehlers, 1899. Zur Kenntnis der Anatomie und Biologie von Oxyuris curvula Rud. Arch. f. Naturg. Bd. LXV. I.
26. Fischel. 1897, 98. Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. Arch. Entwicklungsmech. Bd. VI u. VII.
27. — 1903. Entwicklung und Organdifferenzierung. Arch. Entwicklungsmech. Bd. XV.
28. B. Gabriel. 1853. De Cucullani elegantis vivipari evolutione. Diss. Berolini.
29. Galeb. 1878. Organisation et Développement des Nématodes. Arch. Zool. expér.
30. Ganin. 1878. Über die Entwicklung der Pelodera teres. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII.
31. Goette. 1882. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. I. Leipzig.
32. R. Goldschmidt. 1904. Histologische Untersuchungen an Nematoden. II. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. 21.
33. — 1903. Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Die Sinnesorgane von Ascaris lumbricoides u. megalocephala. Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. XVIII.

34. R. Goldschmidt. 1906. Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz. Bd. XXIX.
35. — 1907. Einiges vom feineren Bau des Nervensystems. Verhandlungen d. deutsch. Zool. Ges.
36. Halley. 1885. Recherches sur l'Embryogénie et sur les Conditions du Développement de quelpues Nématodes. Paris.
37. Hamann. 1892. Zur Entstehung des Exkretionsorgans, der Seitenlinien und der Leibeshöhle der Nematoden. Centralbl. f. Bact. u. Paras. Bd. XI.
38. Harm. 1902. Die Entwicklungsgeschichte von Clava squamata. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII.
39. Heiberg. 1907. Über die erhöhte Größe der Zelle und deren Teile bei dem ausgewachsenen Tier, verglichen mit dem noch nicht ausgewachsenen. Anat. Anz. Bd. XXXI.
40. O. Hertwig. 1906. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.
41. R. Hertwig. Lehrbuch der Zoologie.
42. W. His. 1875. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig.
43. — 1901. Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaft der Gewebe. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch.
44. Jammes. 1894. Recherches sur l'organisation et le développement des Nématodes. Thèse. Paris.
45. H. S. Jennings. 1886. The Early Development of Asplanchna Herriekii de Guerne. Bull. Mus. Comparative Zool. Cambridge. Bd. XXX.
46. Ihering. 1903. Die Helminthen als Hilfsmittel zoogeographischer Forschung. Zool. Anz. Bd. XXVI.
47. H. D. King. 1905. Experimental Studies on the Eye of the Frog Embryo. Arch. Entwicklungsmech. Bd. XIX.
48. Kölliker. 1843. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Müllers Archiv.
49. A. Lang. 1894. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena.
50. — 1884. Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel XI. Monographie.
51. Leuckart. 1876. Die Parasiten des Menschen.
52. W. H. Lewis. 1904. Experimental Studies on the Development of the Eye in Amphibia. 1. On the Origin of the Lens. Amer. Journ. Anat. Vol. III.
53. Th. List. 1893. Zur Entwicklung des Pseudalius inflexus. Biolog. Centralbl. Bd. XIII.
54. — 1894. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Inaug.-Diss. Jena.
55. Loos. 1896. Über den Bau des Oesophagus bei einigen Ascariden. Centralbl. f. Bakteriol. Bd. XIX.
56. Martini. 1903. Über Furchung und Gastrulation bei Cucullanus elegans Zed. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.
57. — 1905—07. Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I. u. II. (Die ersten Teile dieser Arbeit.) Diese Zeitschr. Bd. LXXXI u. LXXXVI.

58. Martini. 1906. Die Nematodenentwicklung als Mosaikarbeit. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft.

59. — 1907 II. Die Konstanz histologischer Elemente bei erwachsenen Nematoden als Folge determinierter Entwicklung. Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Rostock.

60. — 1908. Zur Anatomie der Gattung Oxyuris und zur Systematik der Nematoden. Zool. Anz.

61. Meissner. 1853. Beiträge zur Anatomie und Physiologie von Mermis albicans. Diese Zeitschr. Bd. V.

62. — 1855. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Ebenda. Bd. VII.

63. Metschnikoff. 1881. Vergleichend embryologische Studien. Ebenda. Bd. XXXVI.

64. H. Müller. 1903. Beitrag zur Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Zoologica. Heft 41. Bd. XVII.

65. Nassonow. 1897. Zur Anatomie und Biologie der Nematoden. Arbeiten aus dem zoologischen Laboratorium der Warschauer Universität. Nach Referat von Braun in Centralbl. f. Bakteriol. Bd. XXV.

66. Natanson. 1878. Embryonalentwicklung von drei Oxyurisarten aus Periplaneta; mitgeteilt von Ganin auf der Versammlung russischer Naturforscher in Warschau im September 1876. (Referat von Hoyer in dieser Zeitschrift. Bd. XXIII.)

67. Nelson. 1852. On the Reproduction of Ascaris mystax. Philosophical Transactions.

68. C. Neuhaus. 1903. Die postembryonale Entwicklung der Rhabditis nigrovenosa. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXVII.

69. Pfeffer. 1901. Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Bd. II. Leipzig.

70. Radkewitsch. 1872. Zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. (Referat in Hoffmann u. Schwalbes Jahresber. 1873 f. 1872.

71. Raillet. 1883. Sur le Mâle de l'Oxyure du Cheval (Oxyuris curvula Rud.). Bull. Soc. Zoologique de France. Bd. VIII.

72. M. Rauther. 1907. Beiträge zur Kenntnis von Mermis albicans v. Sieb. mit besonderer Berücksichtigung des Hautnerven-Muskelsystems. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. XXIII.

73. Rhumbler. 1902. Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges. Arch. Entwicklungsmech. Bd. XIV.

74. Reichert. 1846. Der Furchungsprozeß und die sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen. Müllers Archiv. Bd. X.

75. Rudolphi. 1819. Entozoorum Synopsis. Berolini.

76. W. Roux. 1887. Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikernes und Spermakernes. Gesammelte Abhandlungen (1895). Nr 21.

77. F. Schaudinn. 1903. Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax. Arbeiten k. Gesundheitsamt. Bd. XIX.

78. Schneider. 1866. Monographie der Nematoden. Berlin.

79. O. Schultze. 1899. Über das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwicklung. Arch. mikroskop. Anatomie. Bd. LV.

80. O. Seeliger. 1904. Tunicaten. Heft 44—47. Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreichs. III. Bd. Supplement.
81. H. Spemann. 1895. Zur Entwicklung des Strongylus paradoxus. Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. VIII. Bd.
82. — 1905. Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. Zool. Anz. Bd. XXVII.
83. — 1907. Neue Tatsachen zum Linsenproblem. Zool. Anz. Bd. XXXI.
84. Strubell. 1888. Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Rübennematoden. Heterodera Schachtii. Bibliotheca zoologica. Heft 2.
85. Wandollek. 1892. Zur Embryonalentwicklung des Strongylus paradoxus. Archiv f. Naturgesch.
86. E. B. Wilson. Experimental Studies on Germinal Localization. II. Patella and Dentalium. Journ. of experim. Zool. Bd. I.
87. Woltereck. 1904. Beiträge zur praktischen Analyse der Polygordius entwicklung. Arch. Entwicklungsmech. Bd. XVIII.
88. Zeleny. 1904. Experiments on the Localization of Developmental Factors in the Nemertine Egg. Journ. of exp. Zool. Bd. I.
89. H. E. Ziegler. 1895. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Diese Zeitschr. Bd. XL.
90. Zoja. 1896. Untersuchungen über die Entwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLVII.
91. — 1895. Sullo sviluppo de blastomeri isolati delle uova di alcune meduse. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. I und II. 1895.
92. Zur Strassen. 1892. Bradynema rigidum. Diese Zeitschrift. Bd. LIV.
93. — 1896. Embryonalentwicklung von Ascaris megalocephala. Arch f. Entwicklungsmech. Bd. III.
94. — 1903. 1906. Die Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala als Grundlage zu einer Entwicklungsmechanik dieser Spezies. Zoologica. Heft 40. Bd. XVII.

Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden.

Von

E. Martini

(Rostock).

Vergleichend histologischer Teil.

IV.

Tatsächliches.

Mit Tafel XXV, XXVI und 21 Figuren im Text.

Wenn ich jetzt mit dem anatomischen Teil meine Studie über Subcuticula usw. vorläufig abschließe, so geschieht es nicht, weil ich endlich das erwünschte Material zusammen habe, sondern weil ich einsehe, daß ich dies Ziel unter den hier obwaltenden Umständen doch in absehbarer Zeit nicht erreichen werde, so daß es klüger ist, die schon seit Jahr und Tag gesammelten Beobachtungen so, wie sie sind, der Öffentlichkeit zu übergeben, damit sie nicht noch mehr veralten, in der Hoffnung, auch nach Rauthers schöner Arbeit, in der das Verhältnis von Subcuticula und Seitenfeldern ebenso dargestellt ist, wie es diese Zeilen beabsichtigen und es meine entwicklungsgeschichtlichen Studien von 1905 an getan haben, doch noch durch das reichere Vergleichsmaterial einiges Interessante bieten zu können, zumal da die völlige Übereinstimmung von Rauthers anatomischen und meinen entwicklungsgeschichtlichen Resultaten es bisher nicht vermocht hat, unsrer Auffassung allgemeine Anerkennung zu verschaffen.

Es sei gestattet, als Einleitung einiges aus der Literatur, besonders seit Schneiders Monographie, ins Gedächtnis zurückzurufen. Eine vollständige Literaturübersicht beabsichtige ich nicht zu geben. Bei dem großen Umfang und der Zerstreuung der Nematodenliteratur, in der sich doch fast überall eine kleine histologische Notiz befinden könnte, habe ich mich im wesentlichen auf die Beschaffung der wichtigsten Arbeiten beschränkt, und auch die ist nicht ohne Schwierigkeit gelungen. Sollte ich daher einen Autor nicht erwähnen, der bereits das ausgesprochen, was diese Zeilen zu beweisen trachten, so entschuldige

er es gütigst mit der oben erwähnten Schwierigkeit und mache mir durch kurze Mitteilung die Freude, einen Bundesgenossen kennen zu lernen.

In seiner Monographie stellt SCHNEIDER (1866) das Verhältnis von Subcuticula und Längsfeldern folgendermaßen dar: In der Subcuticula fehlt außer bei *Gordius* jede Trennung in Zellen, und selbst Kerne sind darin nie allgemein, sondern nur an besonderen Stellen zu finden, so vereinzelt im Kopfende, häufiger in der Schwanzspitze (*Oxyuris curvula*). Es lasse sich wohl vermuten, daß die Kerne auf einem embryonalen Stadium zahlreicher und allgemeiner existierten, aber untergegangen seien. Die subcutane Schicht setze sich nach innen in die Medianlinien fort. Bei manchen Gattungen (*Mermis*, *Leptodera*, *Oxyuris*) liegt in der Medianlinie eine Reihe von Kernen, vielleicht überall im Jugendzustand. Das Gewebe der Seitenfelder hängt nach außen mit der subcutanen Schicht ohne Unterschied zusammen, ist jedoch nach innen mehr oder weniger davon verschieden. Fast immer zerfällt die Seitenlinie in eine untere und obere Hälfte, in der weichen, körnerhaltigen Substanz derselben sind zahlreiche Kerne eingebettet. Entweder bilden dieselben in jeder der beiden Hälften eine Längsreihe (*Mermis*, Ascariden der Fische), oder sie sind regellos zerstreut. Wenn man auch bei vielen Species im Seitenfeld keine Kerne findet, so läßt sich doch annehmen, daß sie in jüngeren Stadien vorhanden waren.

In der nächstfolgenden Literatur finden wir dann eine Menge Angaben über Kerne in den Seitenfeldern bald dieser, bald jener Nematodenspecies.

So fand BÜTSCHLI (1871) bei den Oxyuren der *Periplaneta* die Subcuticula frei von Kernen, die dagegen in den Längslinien vorkamen. Besonders beachtenswert ist, daß er in den Seitenfeldern von *Oxyuris Diesingi* eine mittlere Reihe von großen und über und unter derselben eine Reihe von kleinen Kernen beobachtete, also bereits eine Dreiteilung des Seitenfeldes. Dieselbe interessante Angabe macht BÜTSCHLI (1872) auch über *Dispharagus denudatus*, bei dem ihm zugleich auffiel, daß die Kernabstände der mittleren Reihe größere sind als in den beiden kleinkernigen dorsal und ventral von ihr. 2 Jahre später (1874) schildert BÜTSCHLI die Seitenfelder der freilebenden Formen als kernhaltig und weist wieder darauf hin, daß Kerne verschiedener Größe in bestimmter Anordnung vorkommen, erwähnt auch von MARION und BASTIAN, daß sie dies wohl gesehen, aber nicht richtig erklärt haben.

GALEB findet dann (1878) in der Subcuticula von *Oxyuris spirotheca* »un très grand nombre de granulations et de noyaux« und »sur un jeune Oxyure appelé à subir des mues on distingue facilement des

cellules dans son (der Subcuticula) épaisseur. Les cellules sont arrangées circulairement et en série dans toute la longueur du corps«. Auch in den Längsfeldern findet der Autor große Kerne.

SCHULTHESS findet 1882 bei *Anchylostoma* ebenfalls Kerne in allen (? !) Linien, in den Seitenfeldern in Reihen längs deren Außenrändern (Subcuticula nicht überall deutlich gesehen).

RZEWUSKI fand (1887) in den Seitenfeldern von *Strongylus paradoxus*, die er für andern Gewebes hält als die Subcuticula, zahlreiche Kerne, während er in den Medianlinien unbedeutende kernlose Körnerstränge sieht.

LANG stellt dann (1888) in seiner vergleichenden Anatomie die uns interessierenden Verhältnisse so dar: Die Längsmuskelschicht »ist in vier in der Längsrichtung des Körpers verlaufenden Linien unterbrochen und zerfällt also in vier Längsfelder. Von den Längslinien sind zwei median (dorsale und ventrale Medianlinien), zwei lateral (Seitenlinien). In diesen Unterbrechungslinien ist die subcuticulare Körnerschicht der Haut (Hypodermis) verdickt«. Über Kerne erfahren wir nichts.

COBB fand in demselben Jahre bei *Ascaris Kükenthali* in den Seitenlinien eine ziemlich große Anzahl Kerne, außerhalb der Längslinien in der Subcuticula aber keine. Dagegen konnte er solche bei *Ascaris bulbosa* in allen Teilen der Subcuticula beobachten. Die Tiere waren zum Teil in der Häutung: »Ich bemerkte eine große Anzahl Kerne an der äußersten Grenze der Seitenfelder, einer Stelle, wo im erwachsenen Tier sie in großer Anzahl nicht vorkommen. Sie schienen schiefe Ausläufer in die Subcuticula hineinzuschicken.«

Im selben Jahr findet STRUBELL die Seitenfelder bei *Heterodera Schachtii* dreiteilig. Wie die Cuticula, so werden auch die Seitenfelder von der Subcuticula bekleidet, dieselbe zeigt hier wie überall das gleiche körnige Aussehen, nur werden die Kerne, die sonst sehr spärlich vorhanden (?) sind, etwas häufiger, besonders in der mittleren Abteilung, die sich wulstartig erhebt.

CAMERANO sucht dann in seiner Arbeit von 1889 die Reste der Epidermis, die bei der Cuticulabildung sonst ganz verschwinden kann, in den Seitenlinien, stellt sich also auf einen Standpunkt, den, wie der Leser aus den embryologischen Arbeiten weiß, wir in der Hauptsache zu dem unsern gemacht haben.

STRÖSE findet bei *Str. micrurus* (1891) die kernlose Subcuticula in den Seiten zu den je zwei Kernreihen enthaltenden Laterallinien erweitert.

1892 sagt STADELMANN von *Str. convolutus*, daß er auch hier in der Subcuticula Kerne vermißt. Er hält die Längslinien für mächtiger entwickelte Teile derselben. Die Medianlinien enthalten keine (?) Kerne, dagegen sind die Seitenfelder in zwei Teile geteilt, deren jeder eine Längsreihe von Kernen enthält.

Auch THIESING (im selben Jahre) findet in der Subcuticula von *Filaria sanguinis* keine Kerne, dieselbe ist beiderseits schwach zu den breiten Seitenfeldern verdickt, die eine Längsreihe (Figur zeigt zwei Längsreihen) von Kernen enthält.

ZUR STRASSENS Figuren in seiner *Bradynema*-Arbeit (1892) zeigen für junge Individuen denselben Bau, wie die meisten Arbeiten, keine Kerne in der Subcuticula, dagegen je zwei solche im Querschnitt der Seitenfelder.

Ebenso findet ANGSTEIN die Subcuticula kernlos, desgleichen die Medianlinien. Aus der genauen Beschreibung der Seitenfelder seien hier nur die zwei Kernreihen jederseits vom Excretionsgefäß hervorgehoben.

Ganz anders wieder als diese wesentlich übereinstimmenden Resultate sind die von JAMMES. Derselbe sagt (1890) über die Ascaridensubcuticula: Il y a dans la couche granuleuse de petits lits de cellules souvent disposés sur plusieurs rangs mais ne formant jamais un épithélium continu. Ces cellules présentent des aspects variables; rarement cubiques quelques fois arrondies le plus souvent aplaties, parallèlement à la paroi du corps; elles portent un nombre variable de prolongements. Ce sont ces prolongements, qui sur les coups contribuent à donner à la couche son aspect fibrillaire ou feutré. Entwicklungsgeschichtlich erklärt er sich dies dadurch, daß das anfangs prismatische, später flache Epithel dem Wachstum des Tieres nicht folgen kann infolge seiner Funktionslosigkeit und der ungünstigen Lage für die Ernährung. Es zerreißt und zieht sich in Stränge und Inseln aus. Bei den freilebenden Nematoden sei das noch nicht deutlich, sie haben noch eine völlig zellige Ectodermschicht (? !) unter der Cuticula, bei den Oxyuriden finde man dagegen schon die specifische Ausbildung, und dies um so mehr bei größeren Formen.

Dagegen zeigt JÄGERSKIÖLD in demselben Jahre für *Ascaris rotunda*, daß die Subcuticula kernfrei, das Seitenfeld dagegen mit drei Kernreihen versehen ist, von denen die mittlere sich anders verhält als die seitlichen. JÄGERSKIÖLDS Abbildungen (1898) bestätigen seine Angaben für *Ascaris rotunda* auch bei *clavata*, wogegen *decipiens* im zweigeteilten Seitenfeld zahlreiche Kerne in jedem Teil des Querschnittes

zeigt. In den Darstellungen von 1897, in denen es dem Autor vor allem auf die Drüsen in den Seitenfeldern ankommt, haben wir über unsre Angelegenheit weniger Angaben.

Sehr deutlich finden wir unsre Anschauungen bei NASSONOW ausgesprochen. BRAUN referiert im Zentralblatt f. Bakt. u. Paras. Bd. XXV, daß derselbe die Matrix der Cuticula bei *Oxyuris flagellum* auf dem Querschnitt aus acht Zellen zusammengesetzt fand, von denen im größeren Teil des Körpers sechs durch die Muskeln in die Seitenlinien verdrängt werden. Die Abbildungen in desselben Autors Arbeit von 1887 sind eine Fundgrube für unsre Bilder; sie zeigen die Vielkernigkeit der Seitenfeldhälften bei *Ascaris osculata* und *decipiens*, dagegen die drei Kernreihen bei *Strongylus paradoxus*, die Dreiteiligkeit des Seitenfeldes bei *Sclerostomum armatum*, nur in den Seitenfeldern bei *Oxyuris curvula* ist eine Dreiteiligkeit nicht zu erkennen.

Interessant sind JERKES' Angaben über die Anatomie von *Oxyuris curvula* und *mastigodes* (1901). Er erkennt den ursprünglich zelligen Bau der Subcuticula an den Kernen, die sich bei jungen Exemplaren noch häufig in den Seitenfeldern und im Schwanze finden. In den Seitenfeldern findet er ovale Körper mit zahlreichen, 3 μ großen Kernen.

Wichtiges stellt über Subcuticula und Längsfelder von *Ascaris megalocephala* K. C. SCHNEIDER in seinem Lehrbuch fest. Er unterscheidet hier Fibrillen, die in enger Beziehung zur Cuticula stehen, und Syncytium. Über die Fibrillen wollen wir hier nicht sprechen. Das Syncytium, dem dieselben eingelagert sind, bildet die Subcuticula und die Längsfelder, bis auf eine Längsreihe von Zellen in den Seitenfeldern, welche letztere in eine dorsale und ventrale Hälfte teilen und mit den Fibrillen in engem Zusammenhang stehen. Das Syncytium enthält sowohl in der Subcuticula als in den Längswülsten Kerne, die in der Subcuticula klein, in den Seitenfeldern zum Teil größer sind. In letzteren finden sich außerdem Haufen kleinster Kerne, Herde der Kerndegeneration. Nach dieser klaren Darstellung frappiert die Deutung beider Gewebe. »Aus dem Mitgeteilten geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß die Stützfibrillen nicht zum Syncytium gehören, daß also im Epiderm zwei verschiedene Elemente vorliegen, deren eines Beziehungen zur Cuticula aufweist und daher zweifellos epidermalen Ursprunges ist, während das andre, wie besonders aus seinen Beziehungen zum Nervensystem hervorgeht, dem nicht selten im Epiderm gelegenen Hüllgewebe der Anneliden verglichen werden kann. Die Stützfibrillen sind Reste der epidermalen Zellschicht, die embryonal nachweisbar ist, aber später unter Verlust der Kerne in die Cuticula

eingehen soll (Zur Strassen). Echte Deckzellen, oder wenigstens unzweideutig epidermale Zellen erhalten sich nur in der medialen Zellreihe der Seitenwülste; sie sind aber für das Verständnis des Fibrillengewebes um so wichtiger, als wir in ihnen die gleichen, zur Cuticula in Beziehung stehenden Fibrillen wie sonst überall antreffen, und die seitliche und basale Grenze des Zellkörpers durch Abgabe von Fasern einigermaßen verwischt wird. Nach Zur Strassen u. a. geht die sogenannte Subcuticula nach Degeneration des Epiderms aus dem Mesoderm hervor, auf letztere kann also nur das Syncytium bezogen werden, für welches vergleichbare Bildungen bei andern Würmern bereits erwähnt wurden.«

1905 beschreibt dann Loos anläßlich seiner *Anchylostoma*-Monographie auch die Subcuticula und Längslinien dieser Tiere als einheitliches Gewebe und schildert die in die Seitenfelder eingebetteten Organe, das Excretionsgefäß und die Cervicaldrüse. Die Subcuticula findet er kernlos, die Medianlinien mit spärlichen Kernen versehen, die Laterallinien der Höhe nach zweiteilig und jeden Teil mit einer Reihe von Kernen versehen. Die median gelegenen, von Schulthess beschriebenen Kerne vermißt er.

Goldschmidt schildert dann die einschlägigen Verhältnisse bei *Ascaris* 1906 folgendermaßen: Am Aufbau der Seitenlinie von *Ascaris* beteiligen sich nicht weniger als sieben Bestandteile, wenn wir von Nerven, Ganglienzellen und der Glia absehen: 1) die Subcuticula, 2) die Zellen der Medianreihe, 3) das Grundgewebe der Seitenlinie, 4) das excretorische Drüsengewebe, 5) die Bildungszellen gewisser Stützfibrillen, 6) Wanderzellen, 7) die Seitenkanäle.

Die Subcuticula der Seitenfelder ist in deren Mitte von den Zellen der Medialreihe (vgl. Schneider) unterbrochen, verhält sich aber sonst genau so wie die ebenfalls kernhaltige Subcuticula des übrigen Körpers. Innerhalb dieser folgt jederseits das Grundgewebe (zu dem die Fibrillen gerechnet werden) mit peripher gelegenen Kernen und Kernhaufen von winzig kleinen Kernen. In diesem Grundgewebe liegen stellenweise die als 5) und 6) bezeichneten Bestandteile, und endlich im Bereich des Excretionskanals jederseits der mittleren Zellreihe eine Gewebsmasse, die sich im Querschnitt in ovaler Gestalt scharf vom übrigen Seitenliniengewebe abhebt und als Excretionsorgan gedeutet wurde. So verhalten sich *Ascaris lumbricoides*, *megalocephala*, ebenso nach der Literatur *Ascaris decipiens* und *osculata*.

Als ectodermale Epidermis faßt Goldschmidt die syncytiale Subcuticula und die Zellen der Rücken- und Bauchlinie und der lateralen

Medianreihe auf. Dagegen ist das Grundgewebe der Seitenlinien, das bei *Ascaris* vielkernig syncytial ist, sonst aber auch einfache Zellreihen bilden kann, mesodermal. Über die Keimblattabkunft der sub 4—6 genannten Zellen fehlt Angabe.

Dieser kompliziertesten aller bisherigen Darstellungen gegenüber ist die RAUTHERS (1907) sehr einfach. Nach ihm ist Subcuticula und Längslinien ein Gewebe, ectodermal und Matrix der Cuticula. Die Kerne liegen in den Längslinien, wohin sie durch die Muskulatur verdrängt sind, und zwar erhält die Seitenlinie drei Kernreihen, die Ventrallinie ebenfalls Kerne; die Dorsallinie enthält solche nur im Vorderende, sie fehlen überhaupt in den Submedianlinien. Diese Beobachtungen sind an *Mermis* gemacht.

Besonders ein Vergleich zwischen SCHNEIDERS und GOLDSCHMIDTS Angaben einer-, RAUTHERS anderseits, lehrt deutlich, wie die Kontroverse steht.

Die Methode, mit der ich dies Problem zu lösen versuchte, ist die der vergleichenden Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie. Der entwicklungsgeschichtliche Teil liegt ja fertig vor, ich werde sein hier interessierendes Resultat nachher kurz rekapitulieren. In dem jetzigen vergleichend anatomischen Teil ging ich so vor, daß ich mir sowohl Flächenpräparate der Leibeswand anfertigte, als auch dieselbe auf Schnittserien, besonders Querschnitten, studierte. Die verschiedenen Färbemethoden seien bei den einzelnen Abteilungen erwähnt.

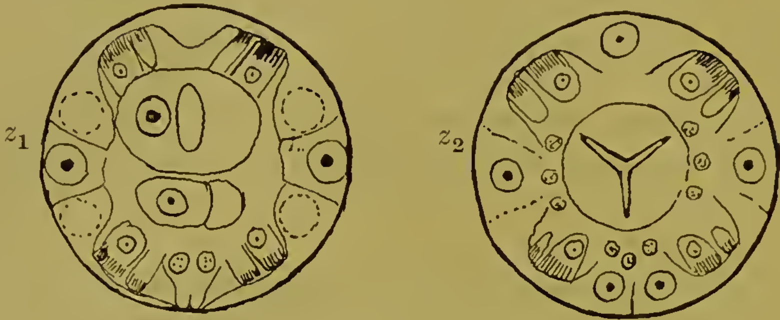
Tatsächlicher Teil.

Die Entstehung von Subcuticula und Längsfeldern bei der Nematodenlarve.

Gleichzeitig mit RAUTHERS Arbeit erschien meine Studie über diesen Gegenstand, deren Resultate, an *Cucullanus elegans* gewonnen, wie der Leser aus dem folgenden ersehen wird, sich fast genau mit RAUTHERS Ansicht decken und sich später an der Entwicklung von *Pseudalius minor*, *Nematoxys ornatus* und *Rhabdonema nigrovenosum* bestätigen ließen.

Nach diesen Untersuchungen stellt sich der Bau der Epidermis junger Larven folgendermaßen dar: Die Subcuticula ist kernlos, sie ist ein Teil der in den Längslinien gelegenen Zellen, und zwar enthalten die Seitenlinien in dem mittleren Körperabschnitt drei Zellreihen, von denen die dorsale und ventrale gleichartig und oft von der Medianreihe

verschieden sind. Die Kerne der Lateralreihen stehen rechts und links symmetrisch. Die Ventrallinie enthält ebenfalls ectodermale Kerne in ihrer ganzen Ausdehnung, die Dorsallinie solche erst in ihrem vordersten Teil. (Dies könnte gerade so gut RAUTHER als Resümee des betreffenden Abschnittes seiner *Mermis*-Arbeit geschrieben haben.)



Textfig. z_1 und z_2.
Schematische Querschnitte der Nematodenlarven. $_1$ in der Mitte, $_2$ im Kopfende.

Damit ist also die Seitenlinienfrage für die Larve entschieden. Was sich noch erübrigt, ist nur, zu zeigen, daß die Verhältnisse der erwachsenen Nematoden in den meisten Fällen dieselben sind, abgesehen von einigen Kernvermehrungen, wie sie ja bei den meisten Tieren in der Wachstumsperiode vorkommen, und daß die etwas weiter abweichenden Befunde, die bei einzelnen Formen sich ergeben, im Grunde nur geringe Modifikationen des allgemeinen Bautypus darstellen. Dabei erscheinen mir die Verhältnisse bei *Ascaris megalocephala* und Konsorten durchaus nicht als die schwerst erklärlichen.

Einleitend möchte ich jedoch noch bemerken, daß ich die Begriffe Ecto-, Meso- und Entoderm hier im entwicklungsgeschichtlichen Sinne gebrauche. Daher kann ich auch aus dem histologischen Befund einen sicheren Schluß auf den ecto- oder mesodermalen Charakter eines Teiles nicht ziehen. Anderseits ist zu bemerken, daß den an den angeblichen Untergang des Ectoderms bei *Anthrakonema* und *Bradynema* nach ZUR STRASSEN angeknüpften Anschauungen durch meine embryologischen Untersuchungen der Boden entzogen ist.

Beobachtungen an erwachsenen Nematoden.

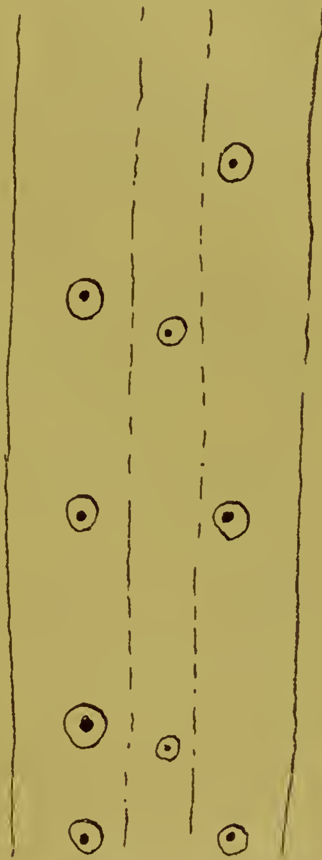
A. Meromyarier.

I. *Rhabditis teres.*

Nach langer vergeblicher Mühe gelang es mir, bei *Rhabditis teres*, von der ich vor 3 Jahren aus faulen Regenwürmern reichlich Material

erhalten, nachdem alle Versuche, günstig gefärbte Totalpräparate zu erhalten, fehlgeschlagen waren, mit der Methode von GIEMSA bei Sublimatmaterial eine durchsichtige Färbung zu erzielen, die die Kerne des Hautmuskelschlauches in den von den Eingeweiden nicht zu prall ausgestopften Teilen sehr schön, in letzteren auch noch zum Teil gut erkennen ließ.

Die beiliegende Textfig. *aa* stellt im Schema ein Stück der Seitenlinie aus dem hinteren Teile des Tieres, eine Strecke weit vor dem After dar. Man erkennt deutlich die Dreiteiligkeit der Seitenlinie, deren mittlerer Teil sich im Präparat, wenn er auch allmählich in die seitlichen übergeht, doch durch die viel geringere Tinktion seines reticulären Plasma deutlich gegen die kompakten Massen der letzteren abhebt. Im mittleren Teil sind die Kerne seltener und kleiner, in den seitlichen, in denen sie häufig symmetrisch stehen, sind sie groß, fast so groß wie die Muskelkerne. Die Nuclei sind bläschenförmig, mit einem großen chromatischen Nucleolus in der Mitte oder etwas exzentrisch.



Textfig. *aa*.
Rhabditis teres. Stück eines Seitenfeldes. Flächenbild.

Die Schnitte Fig. 82 *a* und *b* entstammen dem Vorderende derselben Species. Das Objekt war mit FLEMMINGscher Flüssigkeit fixiert und mit Safranin gefärbt. Beide Schnitte gehören der Gegend etwas hinter dem Nervenring an. *a* liegt noch weiter vorn als *b*. Auf beiden Figuren tritt die Dreiteilung der Seitenlinie deutlich hervor. Während dieselbe aber hinten noch ein breites Mittelfeld einschließt, ist das letztere vorn sehr schmal geworden und trägt den Durchschnitt des Excretionskanals. Diese Verengerung des Mittelfeldes nach vorn läßt sich übrigens an Totalpräparaten ebenfalls recht schön deutlich erkennen. Bezüglich der Kerngröße und -Zahl bestätigen die Bilder das, was die Flächenansicht lehrt.

In der Subcuticula habe ich sonst weder am Totalpräparat noch am Schnitt, soweit sich die Muskelstreifen erstrecken, Kerne wahrnehmen können. Auch in der Rückenlinie sah ich keine, glaube

dagegen, in der Bauchlinie auf den Schnitten mit ziemlicher Sicherheit Nuclei entdeckt zu haben. Nur vorn, wo beide Medianlinien beträchtlich an Höhe zunehmen, sah ich in ihnen sehr deutlich Kerne auftreten. Auch die Kerne der Ganglienzellen in der Nervenringgegend sind im Verhältnis zur Kleinheit des Tieres außerordentlich schön und groß.

Der Darm, der bekanntlich nur von zwei Längsreihen von Zellen aufgebaut wird, zwischen denen das Lumen verläuft, zeigt in unserm Bild sehr dünne Wandung, da sich hier seine Höhle dicht hinter dem Ende des Oesophagus stark erweitert, um sich später auf ein geringeres Kaliber zu reduzieren.

Sowohl Totalpräparate als Schnitte lehren das Tier als deutlichen Meromyarier kennen, wozu es ja auch von Bütschli und andern früheren Beobachtern gestellt wird.

II. *Strongylus auricularis.*

Leider stand mir von dieser hübschen Form nicht Material genug zur Verfügung, um meine Studien so vollständig zu gestalten, wie es im Interesse der Sache wünschenswert gewesen wäre, doch konnte ich einige trächtige Weibchen untersuchen.

Unsre Abbildungen führen vier aufeinander folgende Schnitte vor. Die Cuticula ist dick und zeigt nach außen vorspringende dunklere Längsleisten, in deren Querschnitt je ein dunkles Korn, also wohl feines Längsband, sichtbar ist. Die Subcuticula ist unter der Muskulatur sehr dünn, in den Seiten- und Medianlinien schwillt sie zu den entsprechenden Wülsten an, die im Vorderende des Tieres weit höher sind als im Hinterende. Im Vorderende finden wir in allen Hauptlängslinien Kerne, da jedoch hier eine Reihe von Kernen andrer Organe in deren Gewebe eingelagert oder ihm eng angeschlossen sind, so ist die Deutung der Verhältnisse hier nicht so einfach wie im Rumpf, dem unsre Figurenreihe angehört[1].

Hier ist das Seitenfeld deutlich in drei Teile zerlegt: einen schmäleren mittleren, der Lateralstrang und zwei gegeneinander im allgemeinen symmetrische über und unter demselben, der Dorsal- und Ventralstrang. Unter dem Lateralstrang verläuft eine einwärts gerichtete rundliche Verdickung der Cuticula, in der sich im Querschnitt ebenfalls ein mit

[1] Wenn ich von Kopfende, Rumpf und Schwanz spreche, so bezeichne ich mit Kopf den Vorderteil, soweit er den Oesophagus und Bulbus enthält, als Rumpf das Stück von dort bis zum After, was dann kommt als Schwanz. Vielleicht könnte man auch noch alles, was vor dem Excretionsporus liegt, mit einem Namen zusammenfassen usw., doch ich glaube, mit diesen Bezeichnungen auszukommen.

Hämalaun dunkel färbbares Pünktchen findet, für das ich eine Deutung nicht geben kann. Derartige kanalartige Bildungen oder Gallertfädchen oder, was es sein mag, finden sich sehr häufig unter dem Lateralfeld der Nematoden in der Cuticula, die hier oft eine Abweichung von ihrem Bau auf der übrigen Körperoberfläche zeigt.

Wir finden nun in jedem der drei Stränge eine Kernreihe. Die Nuclei der Dorsal- und Ventralreihen sind zahlreicher. Fast auf jedem zweiten oder dritten 10 μ-Schnitt begegnen wir einem Paar von ihnen, denn, wie in Fig. 83 *b* und *d*, stehen sie meist symmetrisch einander gegenüber. Sie sind groß, bläschenförmig, mit wenig Chromatin und deutlichem Nucleolus. Die Kerne des Lateralstranges dagegen sind wesentlich seltener, einer von ihnen ist in Fig. 83 *c/d* dargestellt. Sie zeigen relativ weniger Chromatin, als die der paarigen Teile, übertreffen dieselben aber wesentlich an Größe. Solcher Kerne finden sich, zu genauer Feststellung fehlte mir Vergleichsmaterial an lückenlosen Serien, nach der Taxe etwa zwölf im Längsfeld. Dabei ist noch bemerkenswert, daß sie rechts und links immer genau symmetrisch auftreten. Ihre geringe Zahl und ihre Symmetrie erinnert noch sehr an die Verhältnisse, wie wir sie bei der Larve getroffen haben.

Weitere Komplikationen zeigen die Seitenwülste nicht, etwa durch Kanäle, wie die Sclerostomen und Verwandten, abgesehen natürlich vom Excretionsorgan.

Außerhalb der Seitenwülste habe ich nie Kerne in der Subcuticula bemerken können, ebensowenig in den Dorsalwülsten des Rumpfes, dagegen zeigt die Bauchlinie durch die ganze Länge des Körpers, wenn auch vereinzelte Nuclei, einen solchen stellt bei gleicher Vergrößerung wie Fig. 83 *a—d* die Fig. 83 *e* dar.

Mithin zeigt bei dieser Form sich ganz dasselbe Verhalten der Subcuticula und der Seitenfelder, wie bei den Larven, mit dem einzigen Unterschied, daß die Zellen innerhalb jeder Reihe sich zu einem Syncytium vereinigt und außerdem die Nuclei der Dorsal- und Ventralreihe sich vermehrt haben, während in der Lateralreihe wenige oder gar keine Kernteilungen vorgekommen sind.

Was die übrigen Organe betrifft, so ist von der Muskulatur unsres Wurmes zu sagen, daß sie durchaus mero- und platymyar ist. Wieviel Muskelzellen die einzelnen Tiere besaßen, kann ich leider nicht sagen, kann daher auch nicht behaupten, ob sie mit den für *Oxyuris curvula, ambigua, vermicularis* ermittelten oder der der Sclerostomen übereinstimmen; doch komme ich hierauf an anderm Orte zurück, wenn es mir gelingt, Material zu erhalten.

Der Darm ist auffallend dadurch, daß der ganze Mitteldarm nur aus zwei Zellreihen aufgebaut ist, deren Kerne sich in alternierender Stellung finden, wie wir sie sonst in der Gattung *Rhabditis* gewohnt sind. Der in Fig. 83 *b* mit eingetragene Darm zeigt mit leidlicher Deutlichkeit die Zusammensetzung aus zwei Zellen und den riesigen Kern einer derselben, dessen Kernkörperchen etwa die Größe eines der Seitenfeldkerne besitzt. Sehr ausgeprägt ist ferner der Stäbchensaum, der das enge Lumen begrenzt.

Durch die Einfachheit seiner Muskulatur, seiner Seitenfelder und seines Mitteldarmes trennt sich diese Form weit von der Gattung *Strongylus* und *Sclerostomum* und wird deswegen auch hier behandelt.

III.

Gehen wir jetzt zur Gattung

Oxyuris

weiter, die uns früher schon so primitive Verhältnisse bezüglich der Muskulatur (Martini, 1907) ergeben hat. Treffen wir hier auch primitive Verhältnisse der Seitenfelder? Im allgemeinen kann man diese Frage bejahen. Ich untersuchte *Oxyuris ambigua*, *vermicularis* und *curvula*. Nur *O. curvula* zeigt hier eigenartig modifizierte Verhältnisse.

Doch betrachten wir erst die einfacheren Formen.

Oxyuris vermicularis

zeigt bezüglich der Seitenfelder fast genau das gleiche Verhalten, wie *St. auricularis*. Auch bei dieser Form ist das Seitenfeld dreiteilig und enthält in jedem der Teile eine Längsreihe von Kernen. Dabei stehen die Kerne in dem Dorsal- und Ventralstrang wieder viel dichter als in dem Lateralstrang. Es würde sich also dasselbe Flächenbild ergeben wie bei *Heterakis vesicularis* (s. diese). Erstere beiden Felder lassen dabei deutlich zwei verschiedene Teile erkennen (vgl. Fig. 84), eine basale, dichter gebaute, und eine locker gebaute proximale Schicht, die zum Teil nur wie ein von feinen Plasmasträngen durchsetzter, sonst von Flüssigkeit erfüllter Hohlraum erscheint. Die bläschenförmigen, chromatinarmen Kerne mit deutlichem Nucleolus liegen an der Grenze der sich mit Hämalaun dunkler färbenden Schicht gegen die hellere innere. Sie sind zahlreicher als bei *St. auricularis*, die paarigen Teile sind gegen die Leibeshöhle durch eine Schicht dichten Gewebes abgegrenzt.

Die Kerne der Lateralreihe, die auch hier die der dorsalen und ventralen beträchtlich an Größe übertreffen, sind sonst ebenso gebaut, sie finden sich an der Basis dieses Stranges, der Cuticula dicht

anliegend, die hier zu einer scharfen Kante seitwärts vorspringt, einem sogenannten Flügel, wie wir sie bei vielen Nematoden treffen. Auch der Lateralstrang zeigt an der Basis dichteren Bau als medianwärts, doch handelt es sich hier nicht um zwei scharf abgesetzte Zonen, wie im Dorsal- und Ventralteil, sondern die Beschaffenheit ändert sich allmählich von außen nach innen. Die scharfe Begrenzung des inneren Randes durch eine besondere Schicht dichteren Gewebes fehlt dem Lateralwulst, der in seinem inneren Teil einen Gang, das Excretionsgefäß, enthält. Die Zahl der Kerne in diesem Teil des Seitenfeldes ist ebenso wie bei *Strongylus auricularis* eine sehr beschränkte, auch hier dürfte es sich nur um 12—14 solcher Kerne handeln, die sich ebenfalls symmetrisch finden.

Die dunkle basale Plasmamasse der Seitenfelder geht ohne Grenze oder deutlichen Unterschied in die Subcuticula über.

Die Gesamtform der Seitenlinie zeigt sich im Querschnitt vorn höher als hinten, wo sie sich mehr und mehr abflacht.

In der Rückenlinie finden sich im Rumpfe keine Kerne, wohl aber im Vorderende. Dagegen zeigt die Bauchlinie sich in ihrem ganzen Verlauf kernhaltig. Außerhalb der Längslinien wurde in der Subcuticula nie ein Kern entdeckt.

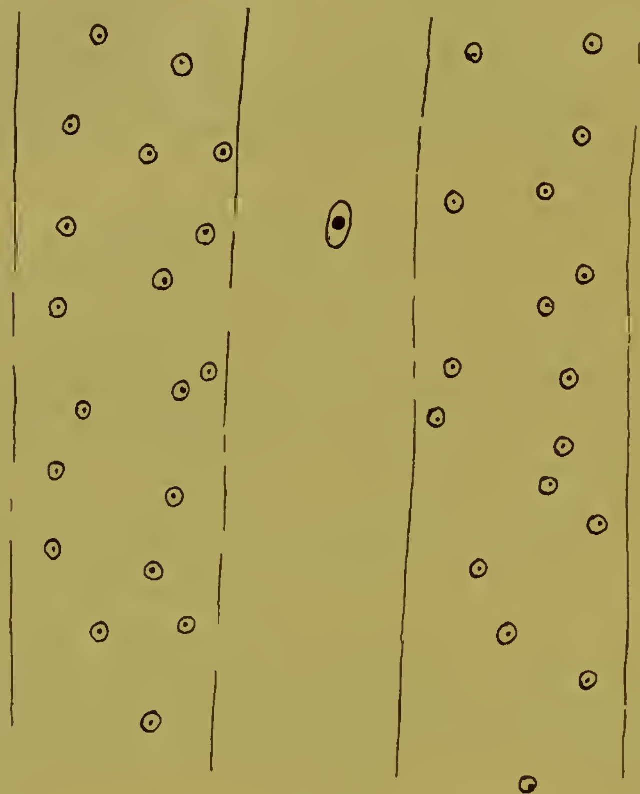
Mit dem Aufhören der Muskelfelder im Schwanz fließen die Längsfelder hier zusammen, und wir haben in dieser Gegend in der Subcuticula zahlreiche Kerne, die in ihrer Größe mit denen des Dorsal- und Ventralfeldes übereinstimmen. Dazwischen findet sich ein größerer Kern in der Verlängerung der Seitenfelder: es ist der letzte seiner Art.

Cobbs Arbeit über die Oxyurenlarven ist mir leider nicht zugänglich gewesen.

Oxyuris ambigua.

Diese Form unterscheidet sich wenig von der vorhergehenden, und es sind unsre Figuren beider Species daher so gewählt, daß sie sich ergänzen. Während bei *O. vermicularis* ein Schnitt durch den hintersten Abschnitt des Körpers gewählt ist, zeigen die Abbildungen von *O. ambigua* Regionen, die weit nach vorn, Fig. 85 *a*, noch im Kopf, Fig. 85 *b* eine Strecke dahinter gelegen sind. Auch diese Schnitte zeigen die Seitenlinie, die hier vorn noch beträchtliche Höhe hat, dreiteilig, mit großen Kernen in dem Lateral-, kleinen im Dorsal- und Ventralteil. Auch hier stehen die großen Kerne des Mittelstranges in weiten Abständen, auch hier finden sie sich symmetrisch rechts und links, auch hier liegt ihr letztes Paar im Schwanz.

Die Unterschiede, welche die Fig. 85 *a* und *b* gegen Fig. 84 aufweisen, sind: 1) die größere Höhe der Seitenlinie; sie nimmt bei allen von mir beobachteten Nematoden von vorn nach hinten ab. So würden auch vordere Schnitte von *O. vermicularis* den gegebenen von *O. ambigua* entsprechen und umgekehrt. 2) Die Lage des Lateralreihenkernes, der sich in Fig. 84 eng der Cuticula anschmiegt, in Fig. 85 *a* und *b* von ihr weiter entfernt ist, als die Kerne der paarigen Felder. Auch diese



Textfig. *bb*.

Oxyuris ambigua. Ein Stück eines Seitenfeldes. Flächenbild.

Verhältnisse stellen sich bei einem Vergleich beider Species als eine Funktion der Entfernung des Schnittes vom Vorderende dar (vgl. auch *Ascaris mucronata*). 3) Die in Fig. 85 *b* dem Seitenfeld eingelagerten Vorderenden des Excretionssystems erklären sich selbst. 4) Die Kerne der paarigen Stränge finden sich im Querschnitt zum Teil zu mehreren. Es ist das ein specifischer Unterschied beider Formen, der auf einer größeren Kernvermehrung in den Dorsal- und Ventralfeldern der größeren *O. ambigua* beruht. Somit sind diese Kerne nicht mehr streng in einer Reihe angeordnet an der oberen und unteren Grenze der Seitenlinie, sondern unregelmäßig in dem ganzen basalen Teil ihrer Felder zerstreut und bilden dort, alle zusammen genommen, einen

Kernstreifen jederseits vom Mittelfeld, wie es die Textfig. *bb* zeigt. Eine Textfigur für das Verhalten der Kerne bei *O. vermicularis* habe ich nicht beigegeben. Abgesehen davon, daß sich dasselbe leicht vorstellen läßt, gleicht es dem für *Heterakis vesicularis* in Textfig. *ii* auf S. 567 dargestellten, bis auf den weiteren Abstand der Dorsal- und Ventralreihe vom Lateralstrang bei unsrer *Oxyuris*.

Übrigens sei hier noch bemerkt, was die Skizze nicht erkennen läßt, daß auf einem derartigen Flächenpräparat das mit Hämalaun behandelt ist, der histologische Unterschied zwischen den paarigen Teilen einer-, dem Mittelfeld anderseits, ebenso deutlich hervortritt, wie im Querschnitt. Gegen den bläulichen Ton der ersteren, der besonders gegen die Ränder der Seitenlinie, aber auch ein wenig gegen das Mittelfeld hin dunkler wird, hebt sich letzteres durch einen helleren gelblichen Ton sehr deutlich ab.

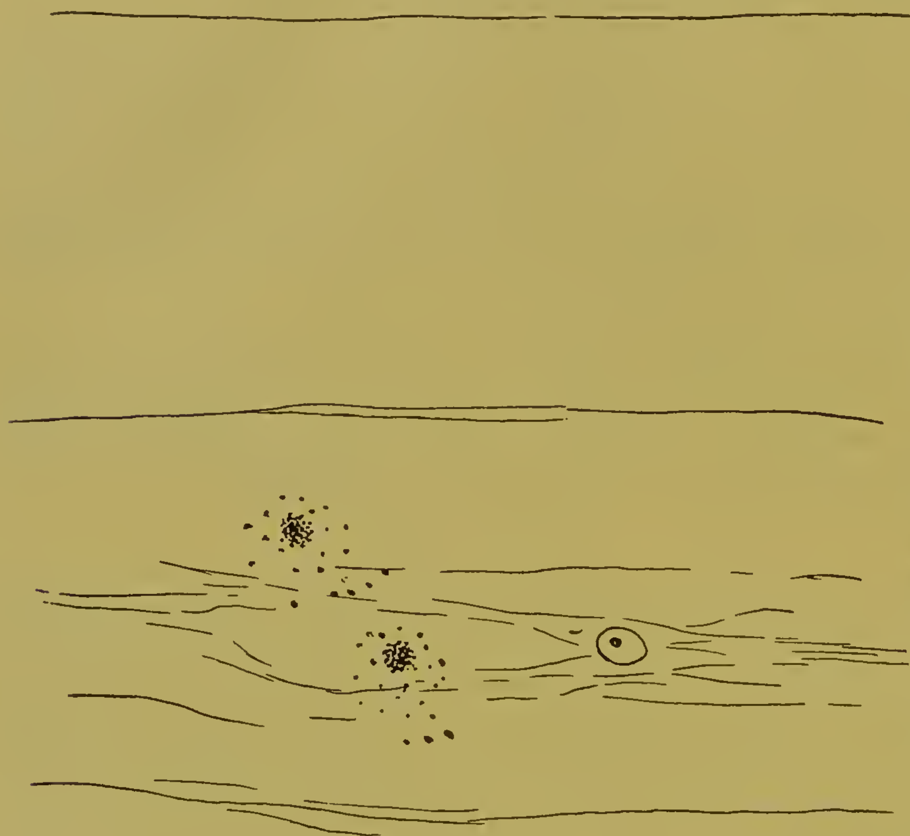
Trotz der größeren Kernvermehrung bei unsrer Form ist es mir nie gelungen, in der Subcuticula einen Nucleus außerhalb der Längslinien aufzufinden. Dahingegen liegen solche sowohl in der ganzen Bauchlinie, als auch im Vorderende in der Rückenlinie.

Oxyuris curvula

zeigt nun mit einem Male ganz von den andern beiden untersuchten Formen abweichende Verhältnisse. Bei ihr finden sich Kerne nicht nur in allen Längslinien, auch den sekundären, sondern auch überall in der Subcuticula. Sieht man die Bilder von Nassonow an, die er von Durchschnitten der Seitenfelder gibt, so erkennt man von einer Teilung derselben nichts, sie stellen nichts weiter dar, als eine einfache Verdickung der Subcuticula, in der sich ebensolche Kerne finden, wie in letzterer. Sieht man aber ein Seitenfeld im Flächenpräparat (Textfig. *cc*) an, erkennt man alsbald eine deutliche Dreiteilung. Dieselbe stellt sich aber bei näherer Betrachtung (Querschnitt Fig. 86 *a*) wesentlich anders dar, als bei den andern Formen.

Der dunklere Mittelwulst stellt sich nämlich heraus als hervorgerufen durch Auflagerung eines völlig abweichend gebauten Stranges auf die anscheinend gleichmäßig unter ihm hinwegziehende verdickte, kernhaltige Subcuticula. An Präparaten aber, wo dieser Strang fremdartigen Gewebes weggenommen ist, läßt sich doch deutlich mitten unter ihm ein hellerer Längsstreif in der Subcuticula erkennen, der oft den Eindruck macht, als sei das Seitenfeld gespalten durch Herausreißen eines schmalen mittleren Streifens. Auch der Querschnitt läßt leidlich deutlich die dünnere Stelle des Seitenfeldes in der Mitte erkennen. Den

aufgelagerten Gewebsstrang deutet Nassonow, wenn ich ihn recht verstehe, als dem Excretionssystem zugehörig. In demselben, der sich bis zum After erstreckt, finde ich eine Reihe großer Kerne, dieselben stehen auf der rechten Körperseite den entsprechenden der linken genau symmetrisch gegenüber. Ihre Zahl ist gering, doch macht die Anlagerung



Textfig. cc.
Oxyuris curvula. Ein Stück des Seitenfeldes. Flächenbild.

andersartigen kernhaltigen Gewebes in der Gegend des Excretionsporus eine genaue Bestimmung ihrer Zahl bei dem mir bis jetzt vorliegenden Material unmöglich. Soweit die hintere Hälfte des Rumpfes in Frage kommt, ist ihre Zahl wohl genau dieselbe wie die der Lateralstrangkerne bei den beiden kleinen Species. Alles dies läßt es mich einstweilen für

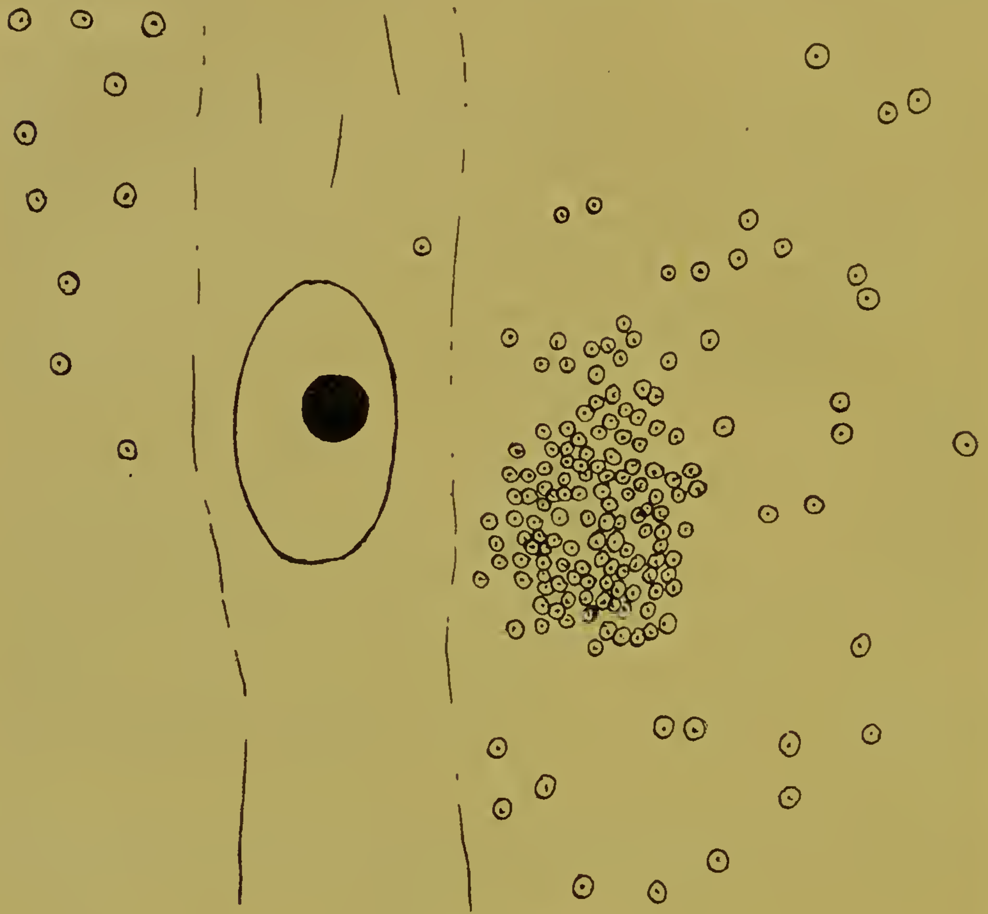
wahrscheinlich halten, daß es sich bei diesem lockeren, der Seitenlinie anscheinend aufgelagerten Gewebe um den Lateralstrang handelt, der sich stark nach innen vorgedrängt hat; zumal, da das den Kern umgebende Gewebe nirgends scharf von dem übrigen der Subcuticula abgesetzt ist (Fig. 86 *b*), wie es Nassonow abbildet, sondern kontinuierlich in dasselbe übergeht. Die Lösung des Problems wäre vermutlich bei reichlichem Material und besonders bei geeignetem Vergleichsmaterial nicht schwer.

Übrigens zeigt auch die untere dichtere Schicht des Subcuticulargewebes im Seitenfeld eine beachtenswerte Eigentümlichkeit. Nicht weit von der Mittellinie eines jeden derselben liegen nämlich von Strecke zu Strecke Haufen kleiner Kerne, die so dicht gedrängt sind, daß sie sich zunächst wie ein einziger blauer (Hämalaunfärbung) oder lebhaft roter (Karminfärbung) Fleck ausnehmen, der ungefähr die Größe eines der riesigen Kerne des Mittelstranges hat. Erst stärkere Vergrößerung läßt diese Nebelflecke als eine dicht gedrängte Schar kleinster Kerne erkennen (Textfig. *dd*). Diese Kernhaufen liegen meist annähernd symmetrisch im oberen und unteren Teil der Seitenlinie, oft nicht weit von den erwähnten riesigen Nuclei, deren Anzahl von den Kernhaufenpaaren sicher nur wenig übertroffen wird. Die Stellung dieser Kernhaufen ist im hinteren Körperteil des Wurmes bei allen Exemplaren annähernd die gleiche. Nur selten fehlt ein solcher Kernhaufen an seiner Stelle oder ist durch zwei kleinere ersetzt. Im Vorderteil zeigt sich eine so bemerkenswerte Konstanz anscheinend nicht. Übrigens korrespondieren hinten auch die Kernhaufenpaare der rechten und linken Seite.

Eine nähere Betrachtung der Haufen lehrt, daß sich in ihnen wohl die kleinsten Kerne des ganzen Tieres in unzählbarem Schwarm anhäufen, in der Mitte besonders dicht. Nach dem Rande zu, wo eine Auflockerung des Haufens stattfindet, nimmt die Größe der Kerne bereits zu, und das um so mehr, je weiter sie sich von dem Haufen entfernt haben, in dessen Nähe sich die Kerne noch zahlreicher als sonst in der Subcuticula finden. Mustern wir immer weiter entfernte Nuclei durch, so passieren alle Übergänge von den kleinsten Kernen des Kernnebels bis zu normalen Subcuticulakernen unser Gesichtsfeld.

Es gewinnt daher den Anschein, als ob diese Nebelflecke die Geburtsstätten der subcuticularen Nuclei seien, die hier vielleicht durch direkte Teilung in großen Massen erzeugt werden, wie sie zur Verteilung der Kernsubstanzen durch die Subcuticula bei dem raschen Wachstum des Tieres nötig sind, und sich von dort aus unter

langsamer Volumzunahme durch ihren ganzen Bereich ausbreiten. Dadurch würde die oft auffallende Größe der Kerne in den sekundären Längslinien auch leicht verständlich werden. Allerdings wäre damit die Vermutung nahegelegt, daß den übrigen Kernen der Subcuticula außerhalb der Häufchen eine sekundäre Vermehrung überhaupt nicht oder doch lange nicht in dem Maße möglich ist. Mir scheint nun die



Textfig. *dd.*

Oxyuris curvula. Kern des Mittelstranges und Kernhaufen mit kleinen Kernen der Epidermis.

Deutung die einfachste, daß die Kernnester der oberen und unteren Seitenfeldflächen mit ihren Abkömmlingen der Kernreihe des Dorsal- und Ventralstranges, die großen mehr median im lockeren Gewebe gelegenen Kerne denen des Lateralstranges entsprechen.

Die Angaben von Ehlers über die Seitenfelder unsrer *Oxyuris* ergeben für unsre Frage nichts. Doch mag erwähnt werden, daß der Autor auf zwei Kanäle aufmerksam macht, die in den beiden Seiten des Schwanzes verlaufen und auf ihre große Ähnlichkeit mit den Röhren

des Excretionsorgans hinweist. Diese Röhren fand ich bis fast (30 μ) zur Spitze des Schwanzes reichend.

Wenn JEHRKE von der Subcuticula angibt: »Ihren ursprünglich zelligen Bau erkennt man an den Kernen, die bei jungen Exemplaren sich noch häufig in den Seitenfeldern und im Schwanze vorfinden«, so ist daraus vielleicht zu schließen, daß JEHRKE die kleinen subcuticularen Nuclei der späteren Stadien nicht erkannt hat und also jene Nuclei jüngerer Stadien größer, auch nicht durch die ganze Subcuticula verteilt, sondern auf das Seitenfeld beschränkt waren. Wie weit die Übereinstimmung junger Exemplare von *curvula* mit den kleineren Nematodenarten geht, läßt sich aus dieser Angabe allein leider nicht ersehen.

Sehr interessant sind jedoch die Abbildungen und Angaben über das Männchen. Bei ihm ist die Seitenlinie relativ viel höher und mehr in die Leibeshöhle vorgeschoben; sie zeigte eine deutliche Teilung in ein Dorsal- und ein Ventralfeld durch einen schmalen Streifen dunklen Gewebes, eine Teilung, die wir ja beim ♀ nur selten angedeutet fanden. Leider wird über Kerne in der Subcuticula und den Seitenfeldern des Männchens nichts angegeben.

Über

Oxyuris Diesingi

aus *Periplaneta* gibt BÜTSCHLI an, daß die Seitenlinien je drei Kernreihen enthalten, und zwar oben und unten je eine kleinerer, dazwischen eine solche größerer Nuclei. Auch in den übrigen Längslinien hat dieser Autor im lebenden Tier Kerne gesehen, allerdings ein Befund, der mit dem unsrigen nicht übereinstimmt. Dagegen stimmen wir dem Vorkommen von Zellen in der Bauchlinie durchaus bei.

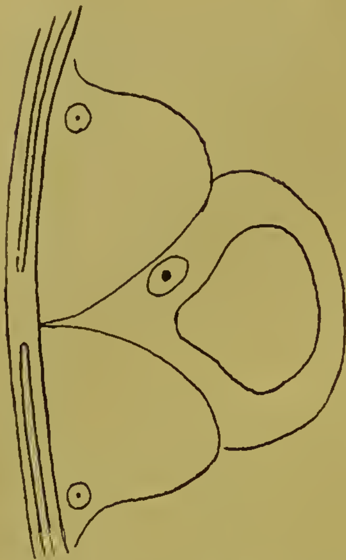
Ferner zitiere ich nach NASSONOW über

Oxyuris flagellum

»Les lignes latérales de *Oxyuris flagellum* sont composées de trois rangées longitudinales de cellules. La rangée de cellules du milieu a à l'intérieur des cavités, qui sont les cavités des organes excréteurs. Ces cavités traversent le corps des cellules ainsi que chez les Ascarides. Le bout postérieur des lignes latérales qui n'a pas de canaux excréteurs est composé ainsi que le bout antérieur de trois rangées de cellules.«

Wir erinnern hier noch an die im Eingang nach BRAUN referierte Anschauung des Verfassers, daß in diesen Zellreihen der Längslinien das Epithel der *Oxyuris flagellum* zu suchen sei. Dabei kann ich nicht

umhin, nach Nassonows Figur hier als Schema eine Textfig. *ee* von dieser großen *Oxyuris* einzufügen, deren Seitenfeld im Bau offenbar eine Mittelstellung einnimmt zwischen den kleinen Formen, wie *vermicularis*, bei denen das mittlere Feld breit der Cuticula anliegt, und der größeren *curvula*, bei der man das Mittelfeld überhaupt kaum noch zur Cuticula herab verfolgen kann. Es scheint mir dies für die richtige Deutung der Seitenfelder bei letzteren wichtig.



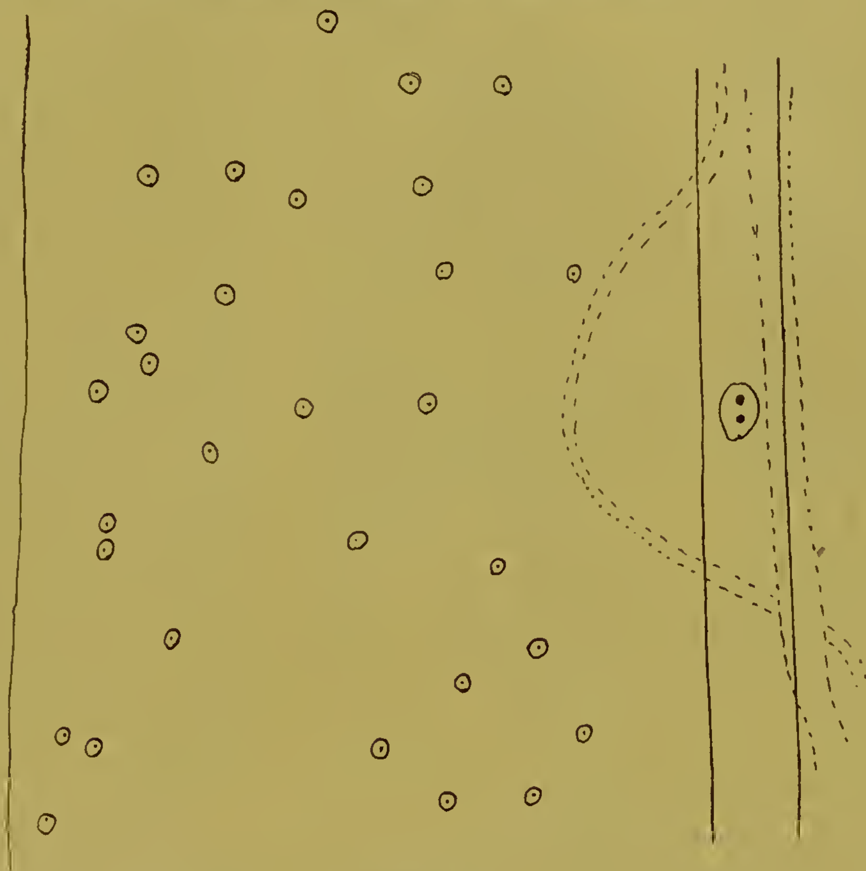
Textfig. *ee*.
Oxyuris flagellum. Seitenfeldquerschnitt, schematisiert nach Nassonow.

IV. *Sclerostomum equinum.*

Wie in dieser ganzen Arbeit, wollen wir auch an vorliegender Stelle von der Betrachtung der Einschlüsse der Seitenfelder, als Nerven usw., absehen, soweit ihre Betrachtung nicht unerläßlich ist, um über den Organisationsplan von deren Grundsubstanz ins reine zu kommen.

Betrachten wir den Querschnitt Fig. 87, so sehen wir, daß hier von einer Trennung in drei deutliche Stränge nicht die Rede ist. Zwar finden wir ein medianes Septum auf diesem Querschnitt, gebildet durch einen Vorsprung der Cuticula an dieser Stelle, wie wir solche schon mehrfach gesehen haben, darüber liegt ein kleines Feld homogenen Plasmas, und noch weiter nach innen begegnen wir übereinander den Lumina zweier Kanäle. Aber dies mediane Septum ist nicht vollständig, und man gewinnt den Eindruck, daß die rechts und links gelegenen Teile hier in der Mitte kontinuierlich ineinander übergehen. Jede durch das unvollkommene Septum getrennte Hälfte zeigt nun auf dem Querschnitt eine Anzahl kleiner Kerne, die an der Grenze oder im Innern eines dichteren peripheren Plasmas liegen. Das kleine Feld homogenen Plasmas ist der Durchschnitt eines Stranges, der sich, der Cuticula unmittelbar angeschmiegt, durch die ganze Länge des Tieres erstreckt. In ihm findet sich eine Reihe größerer Kerne, nicht eben sehr viele, etwa zwölf, ebenfalls rechts und links symmetrisch, an ganz bestimmten Stellen. Danach kann es, glaube ich, keinem Zweifel unterliegen, daß wir es hier mit dem Homologon des Lateralstranges der bisher besprochenen Nematodenspecies zu tun haben. Die beiden paarigen Teile wären dann einwärts vom medianen zur Berührung gelangt und

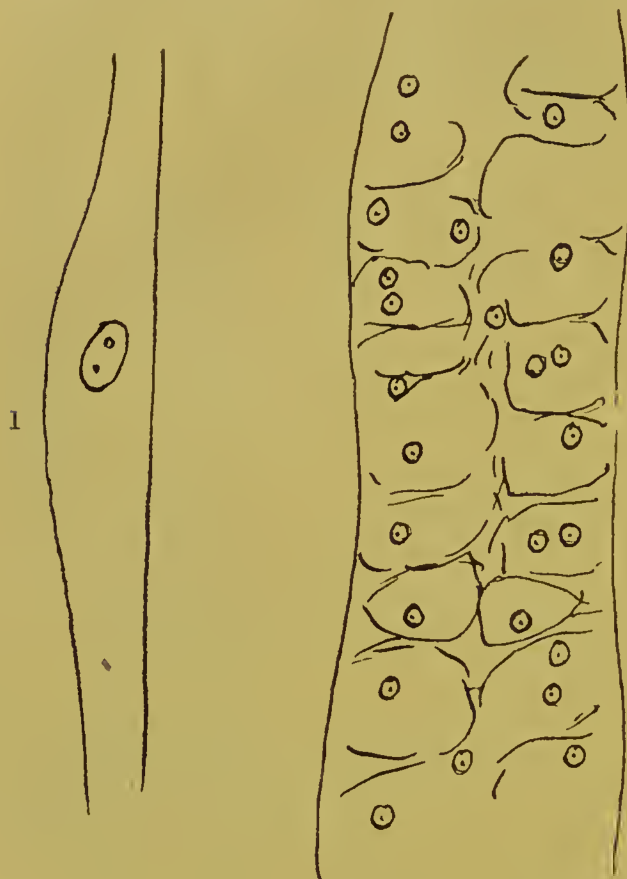
zu einem einheitlichen Syncytium verschmolzen (vgl. auch *Pseudalius*). Die reichliche Kernteilung hat in jedem dieser Felder dieselben Verhältnisse gezeitigt, wie wir sie unter ähnlichen Bedingungen bei *Oxyuris ambigua* fanden, und die beiliegende Textfig. *ff*, die etwas mehr als die Hälfte eines Seitenfeldstückes in der Flächenansicht vorführt, läßt die Übereinstimmung deutlich hervortreten.



Textfig. *ff*.
Sclerostoma equinum. Stück des Seitenfeldes. Etwas mehr als die Hälfte gezeichnet.

In der übrigen Subcuticula dieser Tiere habe ich, wie alle früheren Beobachter, Kerne völlig vermißt, ebenso in den sekundären Längslinien. Dagegen ist das Vorderende der Rücken- und die Bauchlinie reich an Kernen. Die Mehrzahl der im Rumpfteil letzterer gelegenen Nuclei zeigen sich nun von den kleinen Kernen im Dorsal- und Ventralfeld der Seitenlinie deutlich verschieden und dürften, wie die sich an gleichem Orte findenden Kerne der Oxyuriden dem Nervensinnesapparat angehören. In dem vorderen Teil beider Linien dagegen, wo sich dieselben ebenso wie bei den Oxyuren nicht unwesentlich verbreitern, treffen wir eine Menge kleiner Kerne (Textfig. *gg*) von genau

demselben Aussehen, wie die in den paarigen Teilen des Seitenfeldes. Man müßte nun annehmen, daß, wo diese Art Nuclei in den Medianlinien auftreten, sie in der Seitengegend verschwänden; dem ist nicht so. Sie werden vielmehr in der Laterallinie erst weit vorn vermißt, während sie dorsal und ventral sich bis dicht an die Basis der Kapsel erstrecken. Immerhin ist zu beachten, daß es bei diesen Kernen sich nicht mehr um die ursprünglichen der embryonalen Dorsal- und Ventralreihe handelt, sondern daß wohl bei den Vermehrungsvorgängen noch ursprünglich kernlose Teile in der Laterallinie nach vorn, in den Medianlinien nach hinten hin mit Kernen besiedelt wurden.



Textfig. *gg*.
Sclerostomum equinum. 1, Kern aus dem Rumpfteil der Bauchlinie. 2, Kerne im Vorderende der Rückenlinie.

Über die Muskulatur ist ja bereits an andrer Stelle ausführlich berichtet (Martini, 1908b), es sei hier nur noch eingeschoben, daß dieselbe mero- und größtenteils platymyar ist. Die Zahl der einzelnen Muskelzellen ist eine sehr geringe, die die Oxyuren nicht beträchtlich übertrifft.

Es mag noch erwähnt werden, daß auch Nassonow das Mittelfeld der Seitenlinie gefunden hat und in einer entsprechenden Figur auch einen Kern in dasselbe einzeichnet.

Sclerostomum vulgare?

läßt völlig dieselben Verhältnisse erkennen, wie die vorige Species, es braucht dieselbe also hier nicht näher besprochen zu werden. Leider

war mir die Arbeit von Loos 1901 in den Berichten der Egypt. Governm. School nicht zugänglich.

Über *Anchylostoma duodenale*

schreibt Loos 1905 "The nuclei of the lateral bands lie at their (of the halves of the lateral band) bases close to the skin and are arranged in two rows corresponding the two halves of each band. They are comparatively scanty in the precerebral region of the body, but very numerous and follow in close succession behind the nerve ring .... Schulthess states that he several times found besides the nuclei arranged in rows, some cells 'nearer the partition wall' i. e. further within the lateral bands, but their occurrence was, on the whole, rare. I believe that what the author saw were ganglion cells of the lateral nerves."

Schulthess' Befund scheint jedoch nach unsern Kenntnissen nächstverwandter Formen vielleicht nicht auf einer falschen Deutung von Ganglienzellkernen zu beruhen, es erscheint uns vielmehr wahrscheinlicher, daß er die in der Tat seltenen großen Kerne eines Mittelstranges vor sich gehabt hat.

Über die Kerne der Ventrallinie äußert sich Loos: "It may be mentioned that the mass of the ventral band, like that of the dorsal band, contains only comparatively few large nuclei arranged in a row." Allerdings zeigen die Schnitte durch die Dorsallinie nur in der Gegend des Afters einen Kern und im Kopf solche. Es erscheint mir daher zum mindesten fraglich, ob nicht hier die Verhältnisse genau so liegen, wie bei *Sclerostomum.*

Material, diese Frage zu lösen, stand mir leider nicht zur Verfügung.

Bezüglich der Muskulatur, deren meromyaren, größtenteils auch platymyaren Bau beide Autoren übereinstimmend angeben, schließt sich diese Form ebenfalls eng an *Sclerostomum* an.

Auch die »abnorm verlaufenden Muskelgrenzen« trafen wir ja bei *Sclerostomum* wieder. So werden sich also auch bei *Anchylostoma* einige Muskelzellen mehr finden, als bei den Oxyuren; denn wir glaubten ja diese abnormen Grenzen als Zeichen sekundärer Vermehrung der Muskelzellen auffassen zu dürfen (vgl. Martini, 1908a).

Bei

V. *Rhabdonema nigrovenosum*

treffen wir nun auf einmal ganz andre Verhältnisse. Sehen wir uns den Schnitt Fig. 88 *a* etwas näher an, so finden wir zwar in der Mitte des

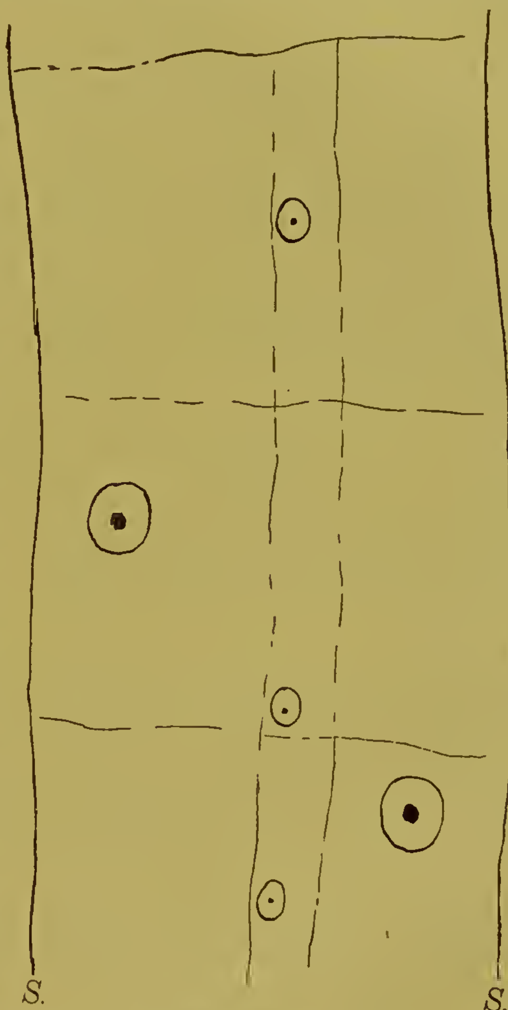
Seitenfeldes, der Cuticula eng angeschmiegt, einen kleinen Kern, der uns wohl den Nucleus der Lateralreihe vorstellen könnte. Die Kerne zu beiden Seiten könnten dann die des Dorsal- und Ventralfeldes sein. Aber leider sind beide, wenn auch fast von gleicher Größe, so doch im Aussehen recht verschieden. Der in der Fig. 88 *a* links gelegene ist ein wenig größer, rund und mit sehr großem Kernkörperchen versehen. Er färbt sich mit Hämalaun sehr dunkel. Der andre ist oval, in der Radialrichtung etwas abgeplattet, färbt sich weit weniger intensiv, worin er dem mittleren Nucleus gleicht, und besitzt einen großen Nucleolus, der jedoch relativ viel kleiner ist, als der seines dunklen Gegenüber. Nach einigen Schnitten würden wir dann rechts den großen dunklen, links den kleineren hellen Kern treffen usw.

Nun fällt noch auf, daß auch das Plasma, dem diese Kerne eingelagert sind, sehr verschieden ist. Das den hellen Kern umgebende ist blaß und zeigt bei unsrer Fixierung (Chrompikrinsäure) deutlich fädige Differenzierung. Dieses helle Plasma unmittelbar auf der Subcuticula wird auf der linken Seite fast völlig vermißt. Dafür ist hier der dunkle Kern von einem dichten Plasma umhüllt, das vollgepfropft ist von intensiv färbbaren groben Granula. Diese Gewebsmasse findet sich nun auch auf der andern Seite, wo sie innen das helle Plasma überlagert und eben um so viel weniger Tiefe zeigt, als sich dieses in der Kerngegend ausgedehnt hat. Dabei läßt sich zwischen den dunkelfärbbaren Massen beider Seiten eine deutliche Grenze erkennen, die aber nicht in der Medianebene des Seitenfeldes liegt, über dem kleinen Lateralkern, sondern weit nach rechts verschoben. Auch dies Verhalten würde bei Verfolgung der Serie sich mehr und mehr ausgleichen, bis einige Schnitte weiter wir mit dem der Kerne auch ein spiegelbildliches Verhalten der Plasmamassen fänden.

Sehr viel leichter wird diese Sache übersehen bei Betrachtung des Flächenbildes Fig. 88 *b* aus einem dicken tangentialen Sagittalschnitt. Er ist so gezeichnet, daß die Ebene der großen dunklen Kerne zugrunde gelegt ist und nur die tiefer an der Cuticula gelegenen hellen Kerne ebenfalls mit eingetragen sind. Wir sehen leicht, daß die kleine Kernart, die wir im Querschnitt in der Mitte des Seitenfeldes sahen, eine mittlere Reihe in demselben bildet, während dorsal und ventral sich große Kerne finden, von denen immer ein heller mit einem dunklen abwechselt, und zwar so, daß sich immer ein heller und ein dunkler gegenüberstehen, von denen der dunkle mehr innen, der helle außen an der Cuticula liegt. Somit interferieren also auch die dunklen Kerne der Dorsal- und Ventralreihe, und das findet deutlichen Ausdruck in den zugehörigen Plasmamassen.

Was bedeutet nun diese Differenz? In den außen gelegenen hellen Zellen werden wir leicht die zur Subcuticula gehörigen Elemente erkennen, aber was haben die andern Zellen für eine Bedeutung? Ihr ganzes Aussehen würde drängen, sie für Drüsenzellen zu taxieren, und ich würde dies ohne weiteres tun, wenn es mir gelungen wäre, Ausführungsgänge zu finden. Da ich damit jedoch leider kein Glück gehabt, muß ich die Frage offen lassen. Ich weise nur darauf hin, daß von JÄGERSKIÖLD bei freilebenden Nematoden: *Cylicolaimus, Thoracostoma* (vgl. JÄGERSKIÖLD, 1901) Drüsenzellen im Seitenfeld beobachtet sind, die in Bau und Anordnung wohl mit den hier vorkommenden Elementen übereinstimmen, nur daß sie viel spärlicher und relativ kleiner sind und daher sich nicht eng aneinander legen, ihre Berührungsflächen abplattend und mit stumpfen Winkeln zwischeneinander greifend, sondern isoliert stehen und daher rundliche Form bewahrt haben.

Die der Cuticula aufliegende Schicht läßt nur eine geringe Abgrenzung des ein wenig anders gebauten schmalen Lateralfeldes von den breiten paarigen erkennen, deren Zellen jederseits zu einem Syncytium verbunden sind. Textfig. *hh*.



Textfig. *hh*.
Rhabdonema nigrovenosum. Zeichnung der Cuticula unterm Seitenfeld mit den nicht Drüsenzellen angehörenden Epidermiskernen. Nach einem Sagittalschnitt. *S*, Schnittrand.

Es liegt nun wohl am nächsten, beide Zellarten als differenzierte Teile der ursprünglichen Dorsal- und Ventralzellreihe anzusprechen. Diese Differenzierung mag aber schon in recht früher Zeit erfolgt sein. Wenigstens sprechen Fälle, die nicht eben selten sind und von denen Fig. 88 *b* auch ein Beispiel enthält, in dem zwei etwas kleine Kerne der blassen Art an

Stelle eines größeren liegen, dafür, daß sie hier durch Teilung eines solchen entstanden sind. Und so wird es vielleicht schon lange vorher gegangen sein. Wie dann die typisch alternierende Ordnung anders als durch Teilung von Nachbarzellen hergestellt wird, ist schwer zu sagen. Tatsache ist, daß sie, solche kleine, vermutlich auf jüngster Kernteilung beruhende Abweichungen nicht gerechnet, durchaus herrscht. Dafür, daß eben dieses hellere Gewebe als das ursprüngliche, das drüsenartige dagegen als sekundär aufzufassen ist, spricht auch das Verhalten im Vorderende. Hier endet die innere dunkle Zellschicht dicht hinter dem Nervenring, so daß die Seitenlinien, hier übrigens auch die Medianlinien, nur aus dem helleren Gewebe und dessen charakteristischen Kernen bestehen.

Noch auf zwei Eigentümlichkeiten möchte ich hier hinweisen: Einmal konnte ich in der Cuticula bei unsrer Species besonders deutlich ein feines Liniensystem nachweisen, das ich in Textfig. *hh* abbilde, und das den Anschein erweckt, als ob hier cuticulare Halbringe, ventrale und dorsale, und jedesmal ein schmales laterales Zwischenstück zu Ringen zusammentreten. Es ist ja längst bekannt, daß bei vielen Nematoden die Cuticula dorsale und ventrale Halbringe erkennen läßt, die unter der Seitenlinie sich mehr oder weniger regelmäßig zusammenfügen. So regelmäßig, wie bei dieser Form, ist mir das sonst nicht begegnet. Auch sieht es manchmal so aus, als ob zu jedem Ringel eine Kerngruppe gehörte, doch ist das so wenig, wie die Kernverteilung selbst, besonders zwischen paarigen und unpaarer Reihe absolut gesetzmäßig.

Dann möchte ich noch darauf hinweisen, daß die Kerne der Lateralreihe hier eine sehr beträchtliche Vermehrung erfahren haben, entgegen den Verhältnissen, die wir bei *Oxyuris*, *Strongylus auricularis* und *Sclerostoma* fanden. Dementsprechend handelt es sich hier auch nicht mehr um außerordentlich große Kerne, sondern die Kerne der Lateralreihe sind kleiner, als die der umgebenden paarigen.

Wir sehen also bei dieser Form die Seitenfelder in einer ganz andern Richtung entwickelt, als bei allen vorherbesprochenen Nematoden. Ob aber mit dem hier Angegebenen die ganze Komplikation des Seitenfeldes erschöpft ist, bleibe dahingestellt. Ich habe noch Strukturen an den Rändern des Seitenfeldes zu bemerken geglaubt, über deren Bedeutung ich mir bisher keine Klarheit schaffen konnte, doch genügt für unsre Zwecke das Gesagte.

Außerhalb der Hauptlängslinien wurden auch bei dieser Form nie Kerne wahrgenommen. Auch bei ihr zeigt sich die Rückenlinie im

Rumpfe kernlos, die Bauchlinie enthält dagegen vereinzelte Kerne, vermutlich wieder Nervenzellen. Über das Verhalten der Medianlinien im Vorderende wurde oben bereits gesprochen.

Die Muskulatur unsres Parasiten ist deutlich meromyar und platymyar, die einzelnen Zellen sind sehr groß, und es dürfte sich daher ebenfalls um nicht viel mehr Elemente handeln, als bei der Gattung *Sclerostoma* und *Oxyuris*.

Der Darm zeigt sich im Querschnitt aus einer großen Zahl Zellen aufgebaut.

VI. *Nematoxys ornatus*

möge hier den Reigen der Meromyarier beschließen, da er ja von SCHNEIDER auch zu dieser Gruppe gestellt wird, wenn auch der rein meromyare Typus hier nicht deutlich mehr ausgesprochen ist, vgl. SCHNEIDER, Monographie S. 263. Dennoch schließt sich die Form in mehr als einer Hinsicht an die vorher besprochenen an.

Was die allgemeinen Verhältnisse von Subcuticula und Längslinien betrifft, so ist erstere hier ebenfalls kernlos, das gleiche gilt von dem Rumpfteil der Rückenlinie; die Bauchlinie besitzt wieder ihre Kerne, das Gros derselben aber entfällt auch in diesem Fall auf die Seitenlinie.

Wenn man den Querschnitt Fig. 89 *a* betrachtet, so glaubt man, alles ist in Ordnung, man kann die Form zu den übrigen legen. Ein schöner großer Kern, der größte, im kleinen Mittelteil, in jedem der paarigen Teile ein wenig kleinerer, was will man mehr. Aber ich habe den Schnitt nur so nett ausgesucht. Ein oder zwei Schnitte weiter, und uns überraschen ein paar kleine Kerne. Der Schnitt 89 *b*, der zwei derselben zeigt, liegt allerdings wesentlich weiter hinten. Und nun fällt uns auch auf, daß in diesem Fall der größere innere Teil des Seitenfeldes nicht ganz symmetrisch geteilt ist. Also auch hier eine Differenzierung im Ventral- und Dorsalfeld? Ich vermute dies. Dabei zeigt allerdings Fig. 89 *c* in der Flächenansicht aus einem Sagittalschnitt, daß eine regelmäßige Verteilung der Kernarten nicht statthat. Die großen Kerne liegen in einem Streifen dichteren Gewebes jederseits genau zu einer Reihe geordnet, wenn auch in recht wechselnden Abständen, die kleinen Kerne meist paarweise medial von diesem Gewebsstreifen, bezüglich der Dicke der Seitenfelder aber in derselben Ebene wie die größeren Kerne. Doch kommen sie auch einzeln und an andern Orten vor. Dies spricht dafür, daß es doch nicht einfach jugendliche, frisch aus Teilung hervorgegangene Kerne sind, deren Jugend dann

vielleicht auch geeignet wäre, ihr andersartiges Aussehen und das Fehlen eines deutlichen Nucleolus zu entschuldigen. Übrigens wäre auch nicht einzusehen, warum wir gerade bei dieser kleinen Form so regelmäßig Zeichen einer überstandenen Kernteilung antreffen sollten, während sie uns bei den großen Arten fast nie begegnen.

Bezüglich der Betrachtung, ob ein Teil der Seitenfeldzellen eventuell als Drüsenzellen sich auffassen läßt (vgl. unter *Dorylaimus* und *Rhabdonema*), möchte ich noch darauf hinweisen, daß Bastian schreibt (1866a): »In one only of the parasitic Nematoids have I seen a very close approximation to this arrangement of the integumental channals (Drüsenausführgänge? vgl. l. c.) and that was in *Heterakis acuminata* from the frog. In this animal similar integumental pores may be seen apparently in single file along the lateral aspects of the body, about $^1/_{285}{}'$ apart.«

Der Kern der Mittelreihe dagegen zeigt in unsern Bildern wieder sein primitives Verhalten, er ist der Cuticula eng angeschmiegt und zeichnet sich durch seine Größe deutlicher vor der Umgebung aus, siehe Fig. 89 *a*, *c*. (In Fig. 89 *c* ist die Ebene dieses großen Kernes zugrunde gelegt, in die sich ja, wie der Querschnitt lehrt, die dichteren Streifen der paarigen Felder noch fortsetzen. Die Kerne sind dann aus ihrer optischen Ebene eingetragen.). Die Zahl der großen Kerne der Mittelreihe, die sich meist durch den Besitz zweier großer Nucleoli auszeichnen, von welchen in unserm Flächenbild der eine (dunklere) den andern fast verdeckt, sind in geringer Zahl, ungefähr zwölf, vorhanden. Darin gibt sich eine Übereinstimmung mit den primitiven Arten kund.

Der Darm auch dieser Form zeigt im Querschnitt mehrere Zellen nebeneinander.

B. Polymyarier.

Wenn wir jetzt zu den Polymyariern übergehen, so sei einiges über die freilebenden Formen unter denselben vorausgeschickt.

Zunächst finden wir bei Jägerskiöld über

VII. *Cylicolaimus*

die bestimmte Angabe: »Nach hinten vom Nervenring zeigen die Seitenfelder an Querschnitten beinahe immer drei aneinander gereihte Epithelzellen.« Das veranschaulicht auch die Fig. 1, Taf. IV, und aus dem Schema der Textfig. 3 tritt die Dreiteiligkeit des Seitenfeldes deutlich hervor.

Für

Thoracostoma

gibt derselbe Autor nur an, daß die Seitenfelder in dieser Gattung denen der vorigen sehr ähnlich seien.

Wenn wir bei MARION (1870) lesen: »Si l'on examine un individu adulte de notre espèce, en plaçant l'animal sur la face ventrale, on aperçoit des deux côtés du corps, au-dessous des muscles tégumentaires deux séries de cellules placées sur plusieurs rangs et apparaissant irrégulièrement rectangulaires. . . .« (Diese Zellen sind dunkelgelb und haben deutliche Kerne.)

»Au milieu de ces cellules se trouvent de distance en distance d'autres vésicules assez espacées et separées les unes des autres par les cellules nucleolées jaunâtres. Ces vésicules ont une forme toute particulière: elles se composent d'un corps irrégulièrement ovoïde et d'un canal très court, engagé dans les téguments et venant s'ouvrir à l'extérieur au milieu de la cuticule: cette disposition produit assez bien l'aspect d'une bouteille à court goulot«, und wenn wir damit die Fig. 2*a*, Taf. XXIV vergleichen, so kann wohl kein Zweifel bleiben, daß die dunkelgelben Zellen die Seitenfelder und die flaschenförmigen, die von JÄGERSKIÖLD als Drüsen gedeuteten Elemente sind, obwohl MARION erstere für das Excretionsorgan hält. Letztere deutet auch er eher als Schleimdrüsen.

Bei beiden Formen kommt allerdings durch die Reihe der Drüsenzellen, die die Seitenlinien die größte Strecke jederseits begleiten, und die JÄGERSKIÖLD als modifizierte Seitenfeldzellen auffaßt, eine Komplikation zustande. Da diese Drüsen bei freilebenden Nematoden nicht selten zu sein scheinen, vgl. auch ZUR STRASSEN *Anthraconema* (1904), wo sich leider sonst über den Ausbau der Seitenlinien nichts Näheres findet, so ist auch bei der Berücksichtigung weiterer Literatur auf diesen Punkt zu achten.

Wenn z. B. BÜTSCHLI (1874) für *Dorylaimus* angibt, daß er bei dieser Gattung deutlich eine Zusammensetzung der Seitenlinien aus je zwei Zellreihen wahrgenommen, und man damit BASTIANS »pores« bei diesem Tier und die Angabe DE MANS (1884): »Bei vielen, wo nicht allen Arten, durchsetzen die Cuticula eigentümliche Papillen, die BÜTSCHLI beim im süßen Wasser lebenden *stagnalis*, ich selbst bei mehreren andern Arten (*regius*, *robustus*, *longicaudatus* u. a.) beobachtete«, zusammenstellt, so wird man wohl auf ein Vorhandensein ebenfalls jener Elemente schließen, die JÄGERSKIÖLD als Drüsen, ZUR STRASSEN als Sinneszellen deutet. Auch verdient schon der Ausdruck »deutliche Zellen«

Beachtung, da solche in den syncytialen Seitenlinien sonst kaum zur Beobachtung kommen (vgl. jedoch Marions Fig. 2*a*, Taf. XXIV). Man wird daher auch möglicherweise die großen körnigen Zellen, die de Man (l. c.) in den Seitenlinien von *Cyatholaimus intermedius* fand, in Verdacht der Drüsennatur haben. Jedenfalls geht der Aufbau des Grundgewebes der Seitenfelder aus Zellreihen daraus nicht hervor, wenn diese Befunde auch natürlich einer derartigen Annahme nicht widersprechen. Aber in dem Fall von *Cylicolaimus* ist dieser Aufbau aus drei Zellreihen von Jägerskiöld extra angegeben. In der Subcuticula zeigen dagegen die Abbildungen dieses Autors keine Kerne.

Von

Oncholaimus vulgaris,

der nach F. H. Stewart im Seitenfeld dieselben Drüsenzellen wie *Thoracostoma* usw. enthält, gibt dieser Autor folgende Beschreibung der Epidermis. It "consists of four lines of cells — the longitudinal lines, which run from one end of the body to the other, and which project into and divide the muscular layer of the body wall, and of a thin layer of protoplasma the subcuticula or hypodermis which connects these four lines .... This consists merely of an outgrowth of protoplasm from the cells of the longitudinal lines and contains no nuclei. The longitudinal lines are, in fact, situations where the epidermal nuclei are aggregated and where the nutrition and general government of the entire epidermis is carried on." Dies können wir nicht übereinstimmender mit unsern Resultaten wünschen. Wenn es aber, von der Beschreibung des Vorderendes ganz abgesehen, heißt, daß auch im Rumpf jede Medianlinie ein bis zwei Kerne auf dem Querschnitt zeigt, so widerspricht das unsern Beobachtungen an andern Nematoden. Über die Zellenzahl im Querschnitt des Seitenfeldes erfahren wir nichts betreffend den Rumpf, doch scheint aus einigen Figuren eine Teilung desselben in Stränge hervorzugehen. Wenn der Autor dem erwachsenen Tier ansehen kann, daß "The submedian lines are not epidermal, but are merely mesodermal partitions between groups of muscle cells," so fragt man unwillkürlich: »Womit beweisest du das?«

Plectus.

In der Gattung *Plectus* nun findet Bütschli im Seitenfeld die Kerne zu zwei Reihen geordnet, welche der Muskulatur dicht anliegen. Auch de Man fand hier eine doppelte Reihe kernartiger Gebilde von ansehnlicher Größe bei *Plectus granulosus* und *parietinus*. Hier handelt

es sich also um Kerne im Seitenliniengewebe und nicht um Zellen, und man wird dieselben um so weniger als Drüsen ansehen, als BASTIAN (1866a) von dieser Gattung schreibt: "There seems to be however, evidence to show that none such (pores and channals) are present in the four genera *Tylenchus*, *Cephalobus*, *Aphelenchus* and *Plectus*."

Daß nur zwei Reihen angegeben werden, darf uns nicht wundernehmen, wir werden noch öfter finden, daß die mittlere Reihe übersehen ist von früheren Autoren.

Von einer Reihe von Querschnitten, die ich durch einen *Plectus parietinus* angefertigt, bilde ich hier einen ab, Fig. 90. Er zeigt deutlich die Dreiteilung des Seitenfeldes und in jeder der Abteilungen einen Kern. Die Dreiteilung tritt nicht auf allen Schnitten so deutlich hervor, und die Kerne der Mittelreihe sind sehr selten. Da der Schnittreihe gerade das Vorderende fehlt, kann ich ihre ungefähre Zahl nicht angeben. Sehr häufig aber trifft man die Kerne der dorsalen und ventralen Reihe, die stets das durch die beiden zarten cuticularen Leisten markierte Feld in der Mitte freilassen. Übrigens beobachtet man auch hier, daß in jedem Fall, wo man einen Nucleus des Mittelfeldes trifft, sich zwei derselben symmetrisch rechts und links gegenüberliegen. Drüsenartige Strukturen konnte ich nicht erkennen, dagegen kann ich mit Bestimmtheit behaupten, daß auch hier die Subcuticula der Kerne völlig entbehrt.

Wenn also auch bei freilebenden Formen reichlich Komplikationen durch Drüsen?-Zellen vorkommen, so fehlen doch auch Formen mit dem typischen einfachen dreiteiligen Bau der Seitenfelder nicht.

VIII. *Cucullanus elegans.*

Unter den parasitischen Polymyariern stelle ich diese Form voran. Sie läßt getreu in den Seitenfeldern des langen Rumpfes die Verhältnisse wiedererkennen, die wir bei der jungen Larve verließen. Die Seitenlinien sind hier von nicht unbeträchtlicher Breite. Jede besteht aus drei Längswülsten, einem schmalen mittleren unpaaren und zwei breiteren ventralen bzw. dorsalen paarigen, vgl. Fig. 91. Jeder Strang enthält seine Reihe Kerne, schöne große, runde, bläschenförmige Nuclei mit wenig Chromatin und mächtigen Kernkörperchen, das ja diese Zellen schon auf der Rückseite der zweischichtigen Zellplatte auszeichnete. Die Kerne der paarigen Reihen zeigen eine gewisse Willkür der Stellung, indem sie bald mehr einwärts, bald mehr zur Mittelreihe hin verschoben sind, als in unsrer Fig. 91. Im allgemeinen gibt aber diese Figur durchaus ihre normale Lage wieder. Dabei fällt bereits

auf, daß sie ein wenig weiter nach innen liegen, als der mediale Kern, ein Unterschied, der sich, wie gesagt, manchmal noch schärfer markiert, übrigens auch ein Zug, den ich bereits 1906 anläßlich der Fig. 26 beim Embryo erwähnt habe.

Was die Zahl der Kerne betrifft, so ist die der Dorsal- und Ventralreihe eine sehr beträchtliche. Man begegnet ihnen alle paar Schnitte (5 μ); die der Lateralreihe sind demgegenüber wesentlich seltener und finden sich dann stets paarig rechts und links symmetrisch, während von den andern nur innerhalb des Seitenfeldes eine leidliche Symmetrie innegehalten zu werden scheint. Immerhin sind die Kerne der Lateralreihe gegenüber etwa *Sclerostomum* und *Oxyuris* viel häufiger, so daß man hier also auch sicher bei ihnen eine postembryonale Vermehrung voraussetzen darf.

Immer ist der Kern des Mittelteiles kleiner als die der paarigen Stränge. Andre Kernelemente enthält das Seitenfeld des Rumpfes nicht. Die Excretionsdrüse ist ihm eingebettet, von ihr zeigt unsre Figur noch ein Stückchen.

In der Subcuticula finden sich Kerne außerhalb der Längslinie und des Schwanzes, dessen Subcuticula ja gewissermaßen nur durch ein Zusammenfließen der letzteren entsteht, nirgends.

Die Rückenlinie ist im Rumpfe kernlos.

Die Bauchlinie enthält auch im Rumpfe Kerne.

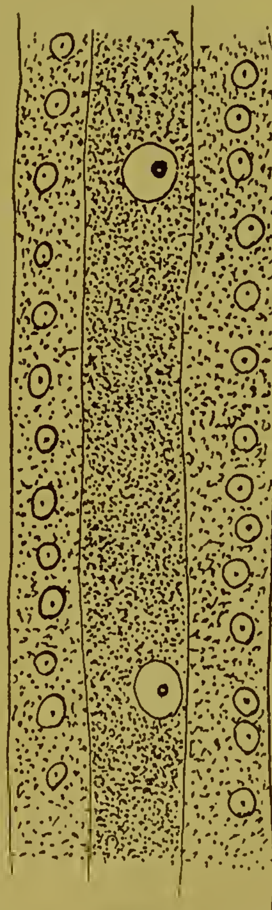
Im Vorderende verändern sich die Verhältnisse insofern, als hier die Medianlinien, die im Rumpfe sehr schmächtig sind, mächtig zunehmen, besonders einwärts. Sie werden im Querschnitt kolbenförmig und fließen schließlich mit den ebenfalls einwärts vorgedrungenen Seitenfeldern zu einer den Oesophagus umringenden Gewebsmasse zusammen, wie das schon von vielen Autoren geschildert ist. Auch hier bleibt die Subcuticula unter der Muskulatur kernlos. Dagegen treten sowohl in den inneren Gewebsmassen, als in den Medianlinien Kerne auf. Hier heißt es natürlich, Ganglienzellkerne und Kerne des subcuticularen, oder, besser gesagt, des Längsliniengewebes auseinander halten. Immerhin glaube ich, von manchen dieser Elemente bestimmt sagen zu können, daß sie dem ectodermalen Stützgewebe angehören. Auch gehören einige Kerne sicher den Medianlinien an, in denen sich solche noch finden, wo hinten der Zusammenhang mit den Seitenfeldern aufgehört hat. Aber diese typisch in den Medianfeldern gelegenen Kerne sind nur gering an Zahl. Immerhin kann man das Resultat zusammenfassen: *Cucullanus* enthält Epidermiskerne nur in den

Längslinien, und zwar im Rumpf nur in denen der Seite, vielleicht auch der ventromedianen, am Kopf jedoch in allen vieren.

Cucullanus elegans zeigt den polymyaren Bau nicht so hochgradig ausgeprägt. Die einzelnen Muskelzellen sind breit, und ihre Zahl in einem Muskelfeld ist keine sehr große. Der Darm dieser Species, wie aller von mir untersuchten Polymyarier zeigt auf dem Querschnitt stets eine größere Anzahl Epithelzellen. Sie sind bei *Cucullanus* von ziemlicher Höhe.

IX. *Heterakis vesicularis* (Fig. 92)

zeigt uns den Grundtypus wieder sehr deutlich. Das relativ schmale und hohe Seitenfeld dieser hochgradig polymyaren Form zerfällt deutlich in drei Teile, deren mittlerer anders gebaut ist, als die paarigen. In jedem dieser Teile finden wir eine Kernreihe, die bekannte Dorsal-, Lateral- und Ventralreihe. In unserm Schnitt zeigt gerade jede Reihe ihren Kern. Die paarigen sehen kleiner, dunkler und wie zusammengedrückt aus. Der Lateralkern übertrifft sie beträchtlich an Größe, was bei den Polymyariern nicht eben häufig vorzukommen scheint. Natürlich tritt, entsprechend der Form und Stellung der Kerne, ihre Größendifferenz im Flächenpräparat noch mehr hervor als im Querschnitt. Zugleich macht unsre Textfigur deutlich, wieviel seltener die Kerne im Lateralstrang als in den paarigen Feldern sind. Zugleich tritt bei dieser Betrachtung mit Hämalaun gefärbter Präparate mit aller wünschenswerten Deutlichkeit die Dreiteiligkeit der Seitenlinie hervor, deren mittlerer Teil einen beträchtlich dunkleren Gesamteindruck macht, als der dorsale und ventrale Teil.



Textfig. *ii*.
Heterakis vesicularis. Stück des Seitenfeldes. Flächenansicht.

Die Kerne der Seitenfelder lassen alle einen deutlichen Nucleolus erkennen, enthalten sonst aber, besonders die der Lateralreihe, wenig Chromatin.

In der Subcuticula finden sich auch bei dieser Form keine Kerne, ebensowenig in den Submedianlinien und dem Rumpfteil der Rückenlinie.

Die Muskulatur unsrer im äußeren Habitus sehr an die Oxyuren gemahnenden Art ist hochgradig polymyar, mit schmalen hohen Muskelzellen.

X.

Die Gattung *Ascaris* schließe ich hier an, die für uns ein besonderes Interesse bietet, weil zu ihr die meist und best untersuchten Rundwürmer zählen. Infolgedessen wird auch in der Darstellung ihrer Verhältnisse der Schwerpunkt der ganzen Untersuchung sein. Sie ist gewissermaßen das Schlachtfeld, wo die Entscheidung fallen muß.

Es scheint nun, daß die Gattung in natürliche Gruppen zerfällt, die sich zum Teil wohl mit den Schneiderschen decken.

Beginnen wir mit dessen letzter Gruppe. Es sind das hauptsächlich Fischschmarotzer, Formen, die durch die schönen Untersuchungen von Jägerskiöld in mancher Hinsicht gut bekannt sind.

Ascaris mucronata

aus *Lota vulgaris* diene als Beispiel. Ein Blick auf die Fig. 93 *a* ruft die Abbildungen Jägerskiölds in seinen Arbeiten »Beiträge zur Kenntnis der Nematoden, 1894« und »Über die büschelförmigen Organe des Ascariden (1898)« ins Gedächtnis zurück. Man sieht das Seitenfeld deutlich dreiteilig, und jeder Teil enthält seinen großen tiefgefärbten Kern. Dabei ist der mittlere Teil, das Lateralfeld, viel schmäler, als der dorsale und ventrale, und läßt auch einen deutlich abweichenden Bau erkennen, es ist durch die ganze Höhe mehr faserig strukturiert und im ganzen von Hämalaun weniger lebhaft tingiert, als die paarigen Teile. Letztere zeigen, besonders nach der Innenseite hin, ein schönes großmaschiges Wabenwerk, dagegen an der Basis, der Subcuticula dicht aufgelagert, eine dünne Schicht dichteren, stärker färbbaren Plasmas, auf der der Kern ruht, gewissermaßen in einer Vorwölbung desselben nach innen gelegen, und das ohne Grenze in die Subcuticula übergeht.

Aber anders, als bei allen bisher besprochenen Arten, muß man nicht mühsam auswählen, um einen solchen Schnitt zu finden, der in jedem Felde seinen Kern demonstriert, sondern auf vielen Schnitten treffen wir alle drei Kerne, und die kernlosen Strecken des Mittelfeldes sind nicht sehr bedeutend, das zeigt ein Blick auf die Textfig. *kk*. Immerhin sehen wir aus ihr, daß auch in diesem Falle die Zahl der Lateralkerne hinter der der dorsalen und ventralen, die sich dicht aneinander reihen, nicht unbeträchtlich zurückbleibt.

Beide Figuren zusammen ergeben auch ein gutes Bild der Kernformen. Die der Mittelreihe sind beträchtlich kleiner als die andern. Ihre Gestalt ist langgestreckt, parallel der Längsachse des Tieres, auch gestreckt in der radialen Höhe des Seitenfeldes, dagegen quer zum Seitenfelde sehr schmal. Umgekehrt liegen in dem flachen Dorsal- und Ventralteil auch flache Kerne, die in der Längsrichtung der Seitenfelder nicht oder nur wenig mehr ausgedehnt sind, als in die Breite.

Diese Kerne zeigen ferner einen eigentümlichen Bau, auf den Jägerskiöld schon aufmerksam machte und den ich sonst bei den Nematoden nirgends wiedergesehen habe, als bei dieser Gruppe der Fischascariden. Sie scheinen aus einer mehr oder weniger kompakten chromatinhaltigen Masse zu bestehen, in der einzelne oder zahlreiche (nucleolenähnliche), doch oft unregelmäßig geformte Flecke und Körner auftreten. Eine Membran, überhaupt eine scharfe Grenze fehlt dieser Masse. Sie liegt in dem dichter färbbaren Protoplasma als ein einfach gestalteter (Kerne der Lateralreihe) oder unregelmäßig in stumpfe Fortsätze ausgezogener Körper.



Textfig. *kk*.
Ascaris mucronata. Stück des Seitenfeldes. Flächenansicht.

Nach dem Kopfe hin nehmen die Seitenlinien an Höhe beträchtlich zu, und während sie unmittelbar über der Basis einen verengten Hals zeigen, quillt ihr Gewebe breit nach innen vor und vereinigt sich endlich mit dem der Medianlinien um den Oesophagus.

Diese Medianlinien sind im Rumpf unbedeutend entwickelt und zeigen, die dorsale überhaupt keine, die ventrale einige wenige Kerne

(Textfig. *ll*), die in ihrem Aussehen völlig von denen der Seitenfelder und der Muskulatur verschieden sind. Sie sind oval, erreichen lange nicht die Größe jener und besitzen einen einzigen runden Nucleolus. Von Chromatin bemerkt man fast nichts.

Nach vorn dagegen quellen auch diese Linien, wie gesagt, breit ins Innere des Tieres vor, bis sie schließlich, wie bereits oben bemerkt, mit dem Gewebe der Seitenfelder zusammenschließen und so den schon oft beschriebenen Mantel von Stützsubstanz um den Oesophagus bilden (Fig. 93 *b*).



Textfig. *ll*.
Ascaris mucronata. Stück der Bauchlinie mit Kern und Muskelzellen und -Kerne. ($^2/_3$ verkleinert!)

Von dieser Gewebsart gilt nun wohl nach den Aussagen aller Autoren, daß sie durchaus mit dem Grundgewebe der Seitenlinien gleichartig ist. Nur wie über letzteres, sind auch über jenes die Meinungen verschieden: »hie Ectoderm, hie Mesoderm«!

Man sieht nun bei unsrer Form aufs schönste, wie die Kerne der dorsalen und ventralen Reihe, die nach und nach sich mehr in die Höhe gerichtet haben und schmäler und schmäler geworden sind, schließlich in die innere Gewebsmasse hineinstreben. Dann finden wir auch in letzterer ebenso gebaute Kerne, wie sie vorher nur dem Seitenfeld eigen waren, während in diesem die Reste des Dorsal- und Ventralstranges kernlos bis zum Vorderende des Körpers verlaufen.

Schöner, glaube ich, läßt sich kaum erkennen, daß dies Füllgewebe tatsächlich der Grundsubstanz der Körperlinien gleich ist. Aber zugleich ergibt sich daraus, daß es ectodermaler Natur ist.

Übrigens sind in Bauch- und Rückenlinie in dieser Gegend

ebenfalls Kerne vom Seitenfeldtypus zu finden, wie unsre Fig. 93 *b* deutlich erkennen läßt. Immerhin ist ihre Zahl keine große.

Im Schwanzende finden wir ebenfalls Kerne in der Bauchlinie, die genau den Typus der bisher beschriebenen haben. Da die Muskulatur sehr weit nach hinten reicht, findet ein Zusammenfließen der Längslinien zu einer einheitlichen dicken Schwanzsubcuticula nur auf einer sehr kurzen Strecke statt. So kommt es, daß Kerne auch in der Subcuticula des Schwanzes fehlen.

Die Subcuticula ist also im ganzen Körper völlig kernfrei.

Es ergibt sich völlig der schon oft erhobene eindeutige Befund.

Die Muskulatur zeigt den polymyaren Typus schön ausgeprägt, aber nicht schärfer, als etwa *Cucullanus*. Die Zahl der Muskelzellen im Querschnitt des Feldes ist keine allzu hohe. Die einzelnen Fasern sind relativ breit rautenförmig in der Flächenansicht, und der cölomyare Typus zeigt sich auch hier nur in mittlerer Ausbildung (vgl. Textfig. *ll*).

Der Darm besteht im Querschnitt aus sehr vielen und hohen, scharf gegeneinander abgegrenzten Epithelzellen.

Die Kerne der Muskelzellen zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der Seitenfelder, im Besitz mehrerer Nucleoli und unscharfer, unregelmäßiger Grenzen.

Ascaris acus und *Ascaris cristata*,

die dieser Form sehr nahe verwandt zu sein scheinen, gleichen ihr in auffallender Weise, daß ich auf eine Darstellung derselben verzichte.

Ascaris clavata

dagegen möchte ich mit einigen Worten berühren, obwohl sich auch diese Form von den übrigen nicht wesentlich unterscheidet. Es war die erste, die mir nach den Darstellungen bei Jägerskiöld und nach eigner Untersuchung bereits 1904 im Sommer die Vermutungen bestätigte, die sich mir aus dem Vergleich der Entwicklungsstadien bei *Cucullanus* mit dem Bau des erwachsenen Tieres ergeben hatten.

Fig. 94 zeigt wieder deutlich die Dreiteiligkeit des Seitenfeldes und den verschiedenen Bau des breiten paarigen und des schmäleren Mittelfeldes. Nur der Kern des letzteren ist nicht so zusammengepreßt wie bei der vorigen Form, sonst ist ein Unterschied kaum aufzufinden.

Gegenüber den noch in sich geschlossenen Kernen dieser Figur zeigen sich die des älteren Exemplares, das der Textfigur zugrunde lag, viel unregelmäßiger geformt und zeigen weniger scharfe Grenzen, als auf der Schnittserie sich finden.

Die kleinen gestreckten und selteneren Kerne der Lateralreihe treten auch hier deutlich hervor, ebenso auch die verschiedene Struktur der drei Stränge.

Über die Medianlinien und die Subcuticula ließe sich nur dasselbe wiederholen, was über diese bei der vorigen Form gesagt wurde.



Textfig. *mm.*

Ascaris clavata. Stück eines Seitenfeldes. Flächenansicht.

Auch in diesem Falle sind die Muskelzellen breit rhombisch und zeigen dieselbe eigenartige Kerndifferenzierung wie die Zellen der Seitenfelder. Der Darm zeigt ebenfalls annähernd die gleiche Beschaffenheit wie bei der vorigen Art.

Wenn Jägerskiöld über *Ascaris clavata* schreibt: »Die mehrschichtige Cuticula bietet ebensowenig wie die Subcuticula und die Längslinien irgend etwas Neues von Interesse dar; nur von den Seitenfeldern ist zu bemerken, daß sie, ähnlich wie bei *Ascaris rotundata*, der Länge nach in drei Stränge geteilt sind — einen in der Mitte, der die beiden andern trennt —, und daß sie zahlreiche Kerne enthalten«, so stimmt das gut mit obiger Beschreibung von uns. Auf den Figuren Jägerskiölds zeigt jeder Strang im Querschnitt mehrere Kerne. Über den Grund dieser Verhältnisse folgen unten bei *Ascaris collaris* ein paar Worte. Auch bei dieser Form tritt in der Jugend eine mehr einreihige Anordnung der Kerne hervor.

Bei

Ascaris rotundata

dagegen fand Jägerskiöld in der Subcuticula, die in die Längslinien übergeht, nirgends Kerne. Dagegen fand er Kerne in den Medianlinien,

wo sie in Aussackungen liegen, die nach hinten seltener werden. Die Abbildung, auf die sich der Autor dabei stützt, zeigt einen Kern im Durchschnitt der Ventrallinie im Bereiche des Kopfes. Ob durch diese Bemerkung das Verhalten der Dorsallinie im Rumpfe als genügend geklärt anzusehen ist, lasse ich dahingestellt.

In den Seitenfeldern findet der Autor ganz vorn nur eine Zellreihe, hinten dagegen sieht er eine deutliche Zweiteilung des Seitenfeldes mit einer Kernreihe in jeder Hälfte. Später, 1898, bildet er im Schnitt jedoch auch sehr deutlich das Lateralfeld mit seiner Kernreihe ab. Dieselbe gleicht dort durchweg den Durchschnitten, die wir bei andern Fischascariden fanden.

Ascaris collaris

stelle ich nur zur Vervollständigung der Reihe dieser interssanten Tiere mit einer Textfig. *nn* und Querschnitt Fig. 95 hierher. Das Verhalten ist den übrigen Formen sehr ähnlich, doch sind die sehr gelappten Kerne relativ gut begrenzt und dicht gebaut. Die Textfigur gibt zugleich eine Vorstellung davon, daß in manchen Fällen in den paarigen Feldern zwei Kerne nebeneinander stehen und man so, wie Jägerskiöld bei *clavata*, mehrere Kerne im Querschnitt des Dorsal- und Ventralfeldes nebeneinander finden kann. Die Muskelzellen sind im Bau relativ lang für eine Fisch-*Ascaris*. Das schematische Flächenbild der Textfigur und der Querschnitt Fig. 95 geben eine gute Vorstellung von dem Bau derselben.



Textfig. *nn*.
Ascaris collaris. Stück des Seitenfeldes mit Muskelzellen, Flächenansicht.

In der Subcuticula fand ich auch bei dieser Form nie Kerne.

Über die Medianlinien gilt dasselbe, was oben von *Ascaris mucronata* gesagt wurde.

Ascaris uranoscopi

aus *Uranoscopus scaber*, die ich der Gefälligkeit der Neapler Station verdanke, und

Ascaris labiata

zeigen ganz denselben Bau.

In bezug auf alle diese Ascariden ist nun zu bemerken, daß die Kerne der Seitenfelder nur bei jüngeren Exemplaren schön geschlossene dunkle Felder sind, wie sie Jägerskiölds und meine Figuren darstellen. Später werden ihre Umgrenzungen immer undeutlicher. Endlich bei ganz alten Tieren findet man die ursprünglich im Kern gelegenen nucleolenartigen chromatischen Körper auch außerhalb der Kerne in den Seitenfeldern und selbst in deren nächster Nähe in der Subcuticula. Die Auflösung des Kernes geht dann so weit, daß man mit starken Vergrößerungen seine Grenze nicht mehr finden kann, nur bei schwacher Vergrößerung sieht man noch deutlich in den Dorsal- und Ventralfeldern dunkle Flecken im Gewebe, die ohne scharfen Umriß in das hellere Gewebe übergehen und sich oft untereinander auch nicht abgrenzen lassen. In dem kernärmeren Mittelstrang treten aber auch dann die einzelnen Kernbezirke deutlich hervor, und ich habe Nucleolen außerhalb derselben nicht wahrgenommen.

Wenn wir sahen, daß sich manchmal zwei Kerne in der Breite ihres Feldes nebeneinander finden, so ist auch das eine Erscheinung, die ich bei älteren Tieren häufiger als bei jungen auftreten sah. Vielfach zeigen zwei solche Kerne, besonders wenn sie genau nebeneinander stehen, geringe Größe, vielleicht sind also auch Teilungsvorgänge mit im Spiele, die hier vermutlich sehr einfach ablaufen.

Merkwürdig ist nun, daß dieselbe eigentümliche Kerngestaltung sich nicht nur in den Epidermiszellen, sondern auch an den Nuclei der Körpermuskulatur und, wie Jägerskiöld gezeigt hat, an der großen Excretionszelle findet. Hier haben wir also einmal wieder einen typischen Fall von gemeinsamem histologischen Charakter einer Anzahl nahe verwandter Formen.

Gehen wir nun zu einer andern *Ascaris*-Gruppe über.

Ascaris megalocephala

zeigt tatsächlich ein weit komplizierteres Bild, als die Fischascariden. Die Darstellung von Goldschmidt und C. K. Schneider ist in der Einleitung vorgebracht, braucht also nicht wiederholt zu werden.

Auch ich fand bei *Ascaris megalocephala* leicht im Seitenfeld die drei Teile wie bei den meisten Nematoden, und stimme über den Bau der mittleren Kernreihe, die wir hier also als Lateralreihe bezeichnen würden, durchaus mit Schneiders oder Goldschmidts Angaben überein. Die Kerne sind nicht zahlreich, wenn auch weit mehr, als etwa bei Oxyuren, und übertreffen die Kerne der paarigen Felder sehr beträchtlich an Größe. Die letzteren, die in jedem Schnitt in größerer

Zahl vorkommen, zeigen ein von unserm bisherigen Befund insofern abweichendes Verhalten, als sie durch die ganze Dicke ihrer Stränge zerstreut sind, nur eine Randzone freilassend. Leicht erkennt man, daß sie durchaus nicht alle gleichmäßig gebaut sind, sondern daß größere mit schön deutlichem Nucleolus die inneren Teile bevölkern, während sich im Basalteil kleinere und ganz kleine Kerne finden, die sich von hier aus auch durch die ganze Subcuticula verbreiten. Etwas einwärts von ihnen, beiderseits neben dem Mittelfeld, findet man dann in geringen Abständen Häufchen ganz kleiner Kerne, ähnlich wie wir solche Haufen bei *Oxyuris curvula* kennen lernten, nur sind sie hier viel zahlreicher, dafür aber kleiner und enthalten nur einen geringen Bruchteil der Kernzahl jener. Diese Verteilung der Kernarten wird aber keineswegs streng innegehalten, nur die Kernhaufen haben ihre bestimmte Gegend. Wenn wir sonst verschiedene Kerne unterscheiden, ganz kleine dunkle, mit kleinem Nucleolus, wie sie besonders den Kernhaufen angehören, große dunkle, mit großem Nucleolus, und helle Kerne, mit wenigen dunklen Brocken ohne deutlichen Nucleolus, so finden sich zwischen diesen Kernen auch alle Übergänge, und in jedem Teil des Dorsal- und Ventralfeldes kann sich jede Kernart finden, wenn auch allerdings in den Kernhaufen nur dunkle, meist nicht einmal große dunkle Kerne vorkommen und auch sonst der Gesamtcharakter der Kernbevölkerung der einzelnen Regionen verschieden ist.

Wanderzellen habe ich in den Seitenfeldern nicht gesehen, kann allerdings auch nicht behaupten, besonders darauf gerichtete Studien gemacht zu haben. Dringen solche Elemente bei Nematoden in die verschiedenen Gewebe ein, so mögen sie sich auch einmal im Seitenliniengewebe finden, geändert wird dadurch an der Deutung desselben nichts.

Was das excretorische Drüsengewebe (nach GOLDSCHMIDT) betrifft, so finde ich keinen zwingenden Grund, es vom übrigen Seitenliniengewebe zu trennen, da wir ja Differenzierungen innerhalb des Plasmas der Dorsal- und Ventralreihe bereits häufiger gesehen haben.

Ich finde es bei gut konserviertem Material nicht, bei anderm tritt es oft recht deutlich hervor, meist scharf begrenzt, nur gegen die Basis hin häufig so kontinuierlich in das andre Gewebe übergehend, daß sich eine Abgrenzung nicht finden läßt. Übrigens kann es selbst im Bereich der Excretionsgefäße streckenweise völlig undeutlich werden, meist nur einseitig. Endlich finden sich manchmal mehrere derartige scharf begrenzte Abteilungen nebeneinander, siehe die Fig. 96. Auch die Kerne, die überall in diesem Gewebe liegen können, sind zwar meist groß mit deutlichem Nucleolus, dunkel oder hell, doch kommen

daneben auch alle andern Formen, wenn auch seltener, vor, selbst so kleine, wie man sie kleiner im Kernhaufen auch nicht trifft. Es kann sich daher hier sehr wohl nur um etwas abweichend strukturierte Teile der Grundsubstanz handeln, die durch Reagenzien übertrieben scharf hervortreten.

Vor allen Dingen mag gern im Vorderende noch ein besonderes fremdes Gewebselement in die Seitenlinie verschoben sein, wir interessieren uns für das Grundgewebe dieses Organs, wie es also im hinteren Körperende wesentlich rein vorliegt. Hier fand ja auch Goldschmidt den in Frage kommenden Teil nicht. Immerhin sehen wir in der Seitenlinie, vgl. Fig. 96, noch eine ganze Reihe differenter Elemente.

Ascaris lumbricoides

hier eingehend zu schildern, lohnt wohl kaum, da dieselbe, wie ja auch Goldschmidts Angaben zeigen, mit *megalocephala* außerordentlich ähnlich ist. So kann ich mir hier wohl Figuren und Text sparen und dem Leser die Wiederholung derselben Dinge, die er nun mit geringen Modifikationen schon so häufig hat repetieren hören.

Beide *Ascaris*-Arten zeichnen sich ferner durch ganz besonders hohe Ausprägung des cölomyaren Typus aus, dementsprechend finden wir die langgestreckten, faserartigen Zellen auf Querschnitten in großer Zahl nebeneinander.

Der große Darm ist ungeheuer viel zellreicher, als bei den verwandten Formen aus den Fischen.

Ascaris mystax

zeigt im wesentlichen denselben Bau des Seitenfeldes wie *megalocephala* oder *lumbricoides*, wenigstens bei den etwa 6 cm langen Exemplaren, die mir zur Untersuchung zur Verfügung standen. Diese Ähnlichkeit hat Goldschmidt ganz richtig erkannt.

Bei dieser Form treten im Querschnitt die drei Teile der Seitenlinie mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit hervor. Der Schnitt ist so gewählt, daß er gerade einen der Kerne aus der Zellreihe des Lateralstranges sehen läßt. Er ist wieder größer mit größerem Nucleolus, als die Kerne des Nachbargewebes. Das Feld, das innen den Excretionskanal trägt, ist recht deutlich gegen die paarigen Felder abgegrenzt. Diese zeigen ebenfalls bläschenförmige Kerne von verschiedener Größe mit deutlichem Nucleolus. Derselben enthält jeder Querschnitt eine ganze Anzahl, während man erst eine Reihe Schnitte durchmustern muß, ehe sich im Lateralfeld wieder ein Kern sehen

läßt. Fast um jeden der Kerne zeigt das Plasma eine feine Zone, die sich mit Hämalaun stärker färbt, wie wir es beim Pferdespulwurm nur hin und wieder finden. (Daß ein solcher Kern mit seinem dunklen Hof manchmal Beziehungen zu Stützfibrillen haben mag, bezweifle ich nicht.)

Interessant ist, daß es auch hier zu Differenzierungen in der Substanz des Dorsal- und Ventralfeldes kommt, indem nach innen zu ein Randstreifen andern (dichteren) Baues sich streckenweise scharf gegen die Hauptmasse des Seitenfeldes absetzt und sich undeutlich an dessen Rändern basalwärts verfolgen läßt, wo er schließlich ohne Grenze allmählich in das übrige Gewebe des Seitenfeldes, besonders der Basis desselben, und in die Subcuticula übergeht. Die vorderen Teile der erwachsenen *megalocephala* zeigen im Grunde ganz ähnliches, nur wenig modifiziert.

Auch die Kernhaufen, jene Ansammlung dicht gedrängter kleiner Kerne, treten bei dieser Form auf, etwa in demselben Maßstab, wie bei *Ascaris megalocephala*. Von diesen kleinsten Kernen des Seitenfeldes finden wir dann alle Größenabstufungen bis zu den größten Kernen in der Nähe der Cuticula oder in den am meisten einwärts gelegenen Teilen der Seitenfelder. Am größten sind diese Haufen bei alten Exemplaren, die ich noch, nachdem die Arbeit im übrigen abgeschlossen war, aus der Sammlung des hygienischen Institutes hier durch die Güte des Herrn Prof. Pfeiffer erlangte, dem ich dafür hier aufs wärmste danke.

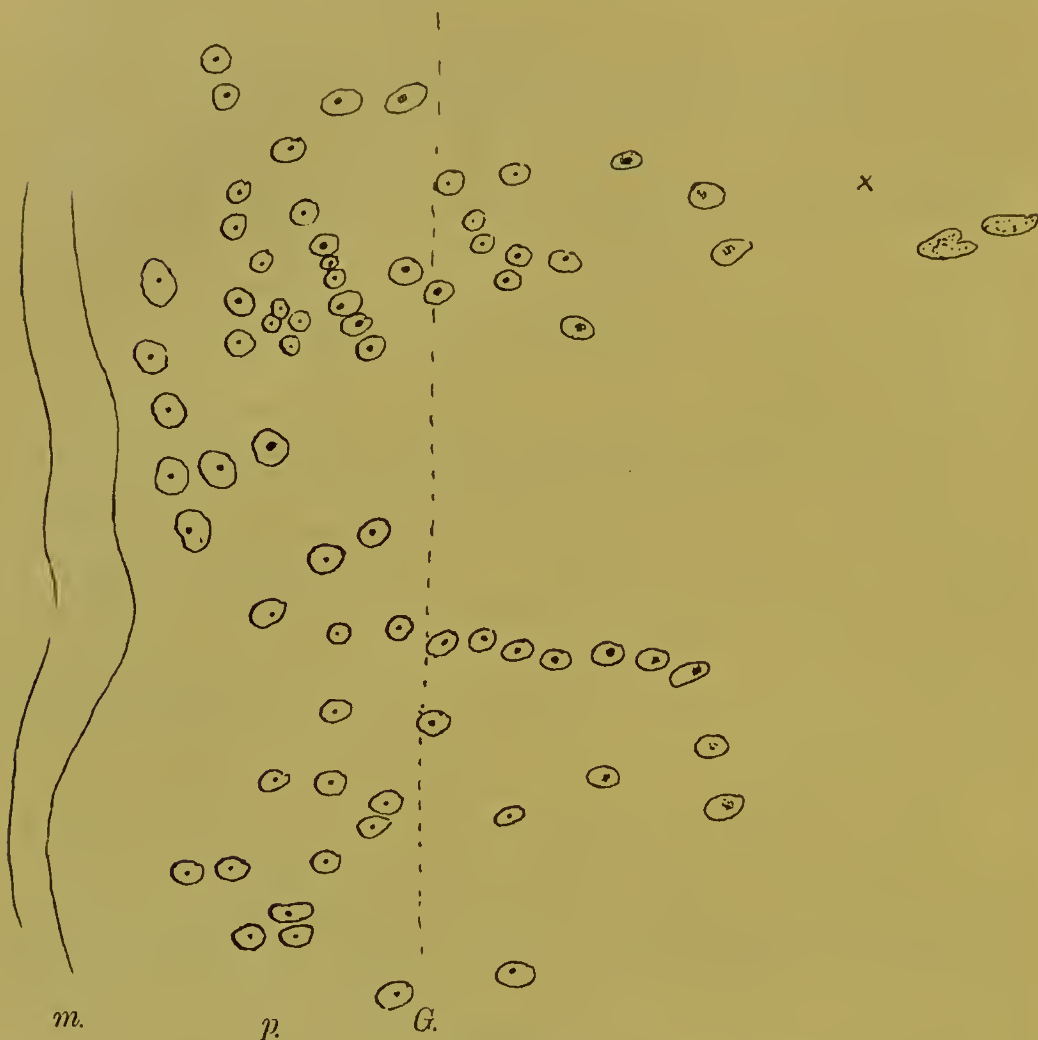
Bei den größten Exemplaren von über 17 cm Länge ist jeder Kernhaufen sehr kernreich, doch sind die Kerne größer und stehen weiter voneinander, als in den jüngeren Stadien, so daß man nur noch undeutlich bei der Betrachtung von Querschnitten den Eindruck eines »Kernhaufens« erhält. Von dem Kernhaufen aus nimmt nun die Dichtigkeit der Kernstellung nach jeder Richtung rasch ab, das geht so weit, daß sich in demselben Strang zwischen zwei aufeinander folgenden Kernhaufen oft ein oder zwei Querschnitte finden, die völlig kernfrei sind. Solchen Stellen liegt dann im symmetrischen Teil meist eine Gegend großer Kernzahl, also häufig ein Kernhaufen, gegenüber.

Bei mittelgroßen Tieren sind die Kernhaufen schön dicht, so daß man sie auch auf dem Querschnitte sofort erkennt. Bis zu ganz kernlosen Durchschnitten sah ich es hier im Dorsal- und Ventralfeld nicht kommen.

Am engsten stehen natürlich die Kerne der Kernhaufen bei noch kleineren Exemplaren (etwa 3 cm), bei denen man ihre Reihe auch im

Flächenpräparat sehr deutlich übersieht. Wie alle Kerne des Tieres, sind natürlich auch die der Kernhaufen wesentlich kleiner, als bei erwachsenen Würmern.

Die Subcuticula geht durchaus ohne Grenze und ohne wesentliche



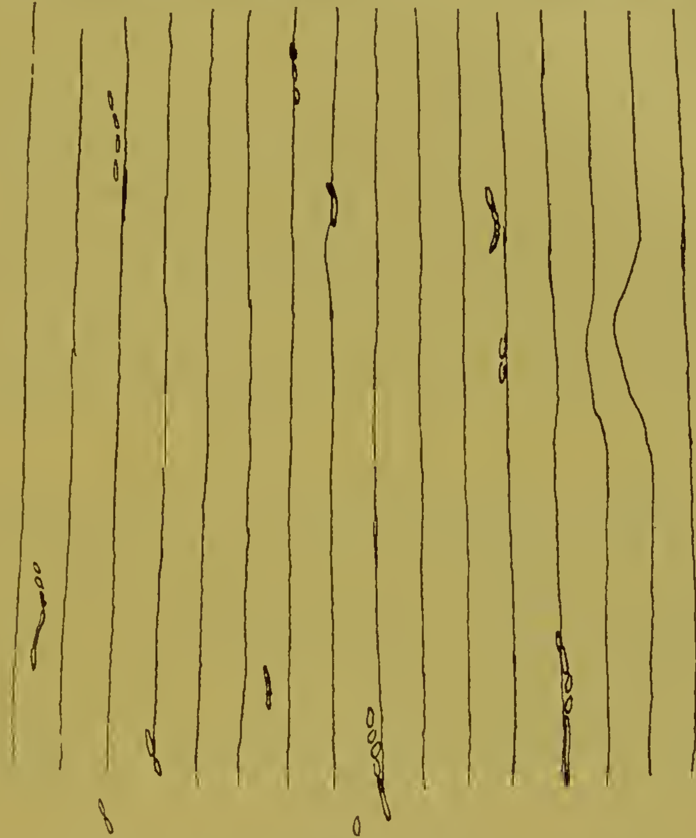
Textfig. *oo*.

Ascaris mystax. Etwas mehr als die Hälfte eines Seitenfeldstückes mit den subcuticularen Kernen der nächsten Nachbarschaft. Nur die basal gelegenen Kerne sind im Seitenfeld eingetragen. *m*, Mittelstrang; *p*, paariger Teil; *G*, Grenze des Seitenfeldes.

Veränderung ihrer Struktur in die Seitenlinien über. Sie enthält auch bei dieser Art Kerne. Textfig. *oo* zeigt sie in der Nähe eines Seitenfeldes mit dessen basalen Kernen zusammen von einer 17 cm langen *Ascaris*. Schon hier fällt auf, daß die Kerne in Gruppen, ja meist in Reihen parallel der Ringelung der Cuticula, geordnet sind, und je weiter wir uns von den Seitenlinien entfernen, desto mehr tritt diese Verteilung

hervor, wie das Flächenbild Textfig. *pp* aus nächster Nähe eines Medianfeldes lehrt.

Wenn nun auch, wie man daraus ersieht, die Kerne der Subcuticula sich überall in derselben finden, so sind sie doch in der Nähe der Seitenfelder weitaus am häufigsten, wie besonders die Durchmusterung einer Querschnittserie lehrt. Diese Anordnung ist schon



Textfig. *pp*.

Ascaris mystax. Kernreihen der Subcuticula in der Nähe eines Medianfeldes. Flächenbild bei schwacher Vergrößerung.

von mehreren Autoren bei den großen Ascariden beobachtet und darauf hingewiesen, daß sich aus ihr natürlich Differenzen im Aussehen der Subcuticula und ihrer Kerne in Quer- und Längsschnitten ergeben.

Den feineren Bau dieser Kerne zeigt Fig. 97 *a* aus der Nähe der Medianfelder. Die Kerne sind von unregelmäßiger Gestalt und enthalten je ein sehr kleines tief dunkel gefärbtes Kernkörperchen, weit kleiner, als die Nucleolen der Seitenlinie. In der Nähe letzterer läßt sich ein abweichender Bau erkennen, Fig. 97 *b*. Die Kerne in nächster Nähe desselben zeigen noch denselben Bau wie die Seitenfeldkerne,

dann tritt (es beginnt bei * in Textfigur) ein Fehlen der Nucleolen auf, vermittelt durch ein Größer-, Blasser- und Unregelmäßigwerden derselben. Diese Zone nucleolusloser Kerne (Fig. 97 *b*) ist nur schmal, im größten Teil der Subcuticula finden wir in den Nuclei das kleine Kernkörperchen.

Was mir nun das vergleichende Studium von Katzenspulwürmern verschiedener Größe besonders interessant gemacht hat, ist der Umstand, daß ich bei jüngeren Tieren die Subcuticula fast kernlos fand. Nur an einzelnen beschränkten Stellen findet man im Flächenpräparat in nächster Nähe des Seitenfeldes eine kleine Herde großer nucleusloser Kerne, die ähnlich sind den oben in gleicher Gegend beschriebenen des erwachsenen Tieres. Solche Stellen sind häufig nur auf einer Seite der Seitenlinie ausgebildet. Im übrigen zeigt der weite Bereich der Subcuticula nicht einen Kern. Es erklärt sich daraus, daß man bei jungen Tieren oft eine sehr große Zahl successiver Querschnitte durchmustern muß, bis man das Glück hat, an eine solche Stelle zu gelangen und auf einer Anzahl Schnitte neben der Seitenlinie Subcuticularkerne zu finden.

Da nun beim erwachsenen Tier in der Subcuticula die Kerne sich ebenso gut färben, wie im Seitenfeld, und da anderseits die Kerne bei den jüngeren Tieren an einzelnen Stellen auch und dann deutlich gefunden wurden, so scheint es mir ausgeschlossen, daß die Mehrzahl der subcuticularen Nuclei bei den jüngeren Individuen infolge mangelhafter Färbung usw. übersehen sein sollten. Ich bin also der Ansicht, daß bei jungen Exemplaren von *Ascaris mystax* fast die ganze Cuticula noch kernfrei ist, während sie beim erwachsenen Tier reichlich Nuclei enthält. Übrigens ist die Subcuticula bei 6 cm langen Tieren jedenfalls nicht dünner als bei 17 cm langen.

Bei diesen jungen Tieren entbehrt im Rumpfe die Dorsallinie der Kerne, wie gewöhnlich, die Ventrallinie besitzt solche, vorn sind alle Längslinien kernhaltig

Die Muskulatur auch dieser Art ist hochgradig cölomyar. Im Querschnitt wird infolgedessen jedes Muskelfeld aus sehr zahlreichen Fasern gebildet. Die Breite der Muskelfelder ist dabei, wie es auch beim erwachsenen Pferde- und Schweinespulwurm der Fall ist, im Verhältnis zu den Seitenfeldern außerordentlich breit.

Ascaris decipiens und *Ascaris osculata*

zeigen, wie aus den Abbildungen von Jägerskiöld und Nassonow hervorgeht, bei den von ihnen untersuchten Exemplaren ganz denselben

Bau, wie er hier für *Ascaris mystax* beschrieben wurde, d. h. eine tief eingewulstete Seitenlinie mit zahlreichen Kernen, doch bildet keiner der Autoren die mittlere Kernreihe ab. In die Subcuticula zeichnet ebenfalls keiner Kerne. Leider findet sich über letztere auch im Text nichts erwähnt.

Über *Ascaris Kükenthali*

die nach Jägerskiöld mit *Ascaris simplex* identisch zu sein scheint, schreibt Cobb, er finde stets in den Seitenlinien eine ziemlich große Anzahl Kerne mit einem oder mehreren Kernkörperchen (also ganz wie bei der jungen *mystax*). Mit Ausnahme der Längslinien hat er jedoch Kerne in der Subcuticula nicht gefunden, doch habe er nur erwachsene Tiere untersucht, fügt der Autor hinzu. Dazu ist zweierlei zu bemerken: Wenn, wie sich hier aus der Abbildung ergibt, das Seitenfeld dieser Art gebaut ist, wie bei *mystax* usw., so ist es allerdings sehr wohl denkbar, daß die Species zeitlebens diesen Bautypus nicht überschreitet. Anderseits muß man sagen, daß es schwer ist, ein Merkmal dafür zu geben, daß eine *Ascaris* wirklich ausgewachsen ist.

Ascaris bulbosa

ergab demselben Autor einen wesentlich andern Befund. Ihm lagen erwachsene Tiere und solche in der Häutung (vielleicht auch jüngere?) vor. Von den sich häutenden Exemplaren berichtet er das Folgende: »Ich bemerkte eine große Anzahl Kerne an der äußeren Grenze der Seitenfelder, einer Stelle, wo beim erwachsenen Tier sie in großer Anzahl nicht vorkommen. Sie schienen schiefe Ausläufer in die Subcuticula hineinzuschicken.« Im übrigen sagt er nur, daß er Kerne in allen Teilen der Subcuticula beobachtete.

Sollte sich letzteres nur auf erwachsene Exemplare beziehen, so hätte Cobb das interessante Schauspiel vor sich gehabt, wie die Nuclearisierung der Subcuticula und Veränderung des Seitenfeldbaues vor sich geht. Es ist sehr schade, daß sich aus den Angaben des Autors hierüber nicht mehr entnehmen läßt.

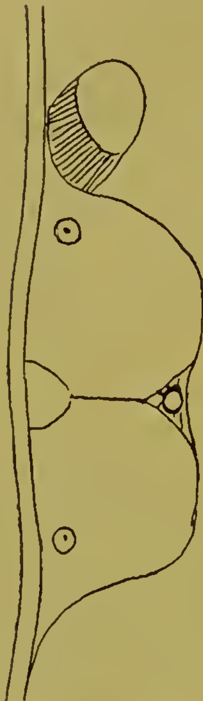
Stellt man diese Form als synonym zu *Ascaris osculata* (vgl. Linstow) oder *decipiens* (vgl. Jägerskiöld), erhält auch der Umstand Bedeutung, daß Jägerskiöld von seinen kleineren Exemplaren Subcuticularkerne nicht abbildet.

Ascaris ferox

endlich zeigt nach Nassonows Abbildungen, deren eine ich hier des Interesses halber im Schema wiedergebe, Textfig. *qq*, von allen bisher

besprochenen Ascariden den einfachsten Bau. Liegt danach doch jederseits in den paarigen Feldern nur eine einfache Kernreihe. Im Mittelfeld ist auf dem betreffenden Schnitt ein Kern nicht eingezeichnet. Die Kerne sind bläschenförmig, mit deutlichem Nucleolus. Ich schließe daher diese Form als einfachste an die übrigen Ascariden der Säugetiere an. Sie verhält sich zu denselben etwa wie *Oxyuris vermicularis* zu *ambigua* und *curvula*.

Interessant ist noch, daß Nassonow eine deutliche Differenzierung eines schmalen basalen dichten Plasmas von einem lockeren, alveolären einzeichnet, das den größeren inneren Teil der paarigen Felder einnimmt.



Textfig. *qq*.
Ascaris ferox. Seitenfeldquerschnitt, schematisiert nach Nassonow.

Der Seitenlinie ist an dieser Stelle wieder das Excretionsrohr eingelagert.

Alle Ascariden, die hier zuletzt aufgezählt wurden, zeigen also deutlich dreiteiliges Seitenfeld, soweit wenigstens die Autoren die mittlere Reihe seltener größerer Kerne beachtet haben. Alle zeigen bläschenförmige Kerne. Mit Ausnahme der letztgenannten Species werden ihrer eine größere Anzahl auf jedem Querschnitt der paarigen Felder getroffen, die sich in allen Teilen des Dorsal- und Ventralfeldes verbreiten. Während wohl bei allen jugendlichen Exemplaren neben diesem einfachen Bau der Seitenlinie Kerne in der Subcuticula fehlen (über die Medianlinien liegen so wenig Angaben vor, daß allgemeine Schlüsse nicht erlaubt erscheinen), findet bei einer Reihe von Formen später noch eine lebhafte Kernvermehrung statt, infolge deren die Kerne des ausgewachsenen Seitenfeldes relativ viel kleiner geworden sind, Kernhaufen und andre Differenzierungen auftreten, und die Subcuticula, Median- und Submedianlinien reichlich mit Kernen bevölkert werden.

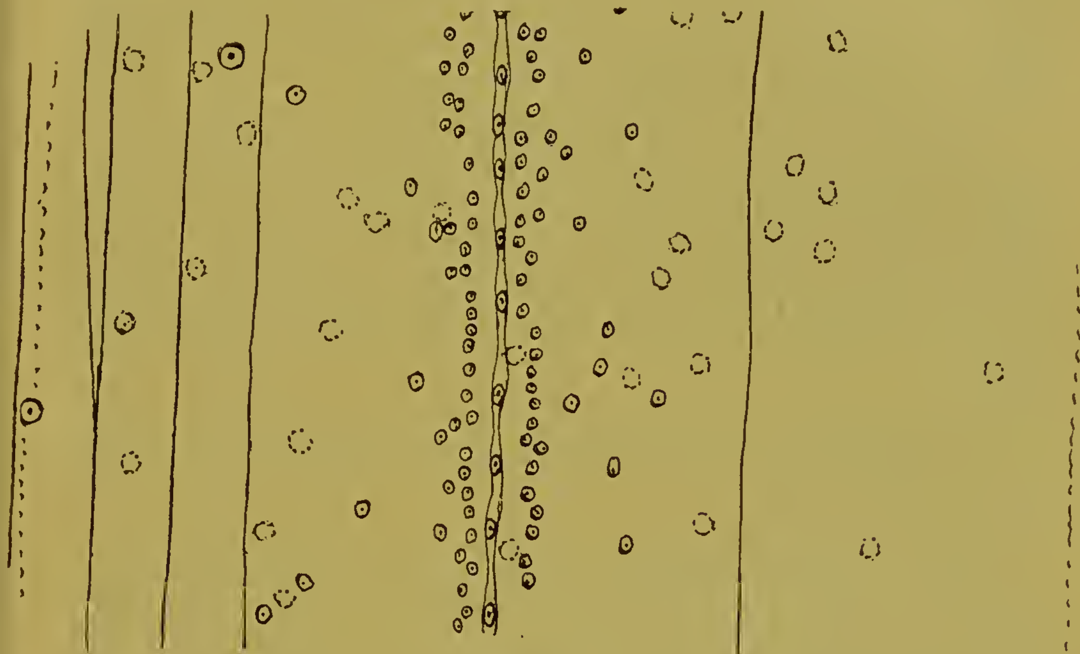
Agamonema commune?

Diese Form, die einen Bohrzahn und bereits durchschimmernde Lippen, sowie einen zugespitzten Schwanz zeigt, habe ich häufig im Dorsch, im Peritoneum des Darmes, der Leber und des Gekröses eingekapselt, getroffen.

Auch hier, Fig. 99, zeigt sich im wesentlichen derselbe Bautypus, wie bei den andern Ascariden der Säugetiere. Die Seitenlinie ist

deutlich in zwei Teile geteilt, zwischen denen sich das schmale Lateralfeld von der Basis her eingekeilt findet. Dasselbe enthält eine einzige Längsreihe von Kernen, vgl. Textfig. *rr*, welche diejenigen der nächsten Umgebung nur sehr wenig an Größe übertreffen.

Das Dorsal- und Ventralfeld sind weit ins Innere des Körpers eingewulstet und nicht nur an der Basis, sondern auch in den in die Leibeshöhle vorragenden Teilen reichlich mit Kernen versehen. Immerhin stehen dieselben in nächster Nähe des Mittelfeldes am dichtesten und werden von da ab spärlicher.



Textfig. *rr*.

Agamonema commune? Seitenfeld. Flächenansicht, die Kerne in den einwärts gewulsteten Teilen mit unterbrochener Linie.

In der gleichen Richtung, wie ihre Zahl abnimmt, nimmt ihre Größe zu, so daß wir an der Basis nahe dem Mittelfeld sehr zahlreiche kleine Kerne, in der Nähe etwas größere, in den innersten Teilen der Seitenlinie die größten Kerne finden (sie sind in der Textfig. *rr* mit unterbrochener Linie gezeichnet), die zum Teil auch die Lateralkerne noch an Größe übertreffen. Es ist hier also anscheinend bereits dieselbe Gegend das Proliferationscentrum, die bei den erwachsenen Pferdespulwürmern die Kernhäufchen entwickelt.

Das Gewebe des Syncytium in den paarigen Feldern ist grob netzförmig in den inneren Teilen, feiner alveolär in den basalen Teilen,

unmittelbar an der Cuticula recht dicht gebaut. Oft hat man den Eindruck, als ob durch die Stränge des Netzes ein basaler mittlerer von einem inneren lateralen Teil der paarigen Stränge abgegrenzt würde.

In der Subcuticula traf ich nie Kerne. Für das Dorsalfeld des Rumpfes gilt das gleiche.

Interessant ist hierbei, daß die Zerstreuung zahlreicher Kerne im Seitenfeld also schon bei den Larven dieser Ascariden ausgebildet ist und nicht erst mit der kolossalen Volumzunahme aller Gewebe im geschlechtsreifen Tiere entsteht.

Die Muskulatur dieser Art ist nicht sehr stark cölomyar, doch sind die einzelnen Fasern sehr lang gestreckt, und es finden sich viele derselben auf einem Querschnitt nebeneinander.

Ein *Agamonema* (*capsularia*?) mit Bohrzahn, durchschimmernden Lippen und kurzem völlig abgerundeten Schwanz und feiner kurzer Spitze am Hinterende, das ich in *Clupea harengus* fand, zeigt im wesentlichen genau denselben Bau von Seiten-, Bauch- und Rückenlinie, sowie den Mangel an Kernen in der Subcuticula. Die Verjüngung des Seitenfeldes gegen die Basis hin tritt im Querschnitt noch deutlicher hervor.

Die Muskulatur ist hochgradig cölomyar, die einzelnen Fasern sind langgestreckt, und der Querschnitt zeigt daher zahlreiche Muskelfasern nebeneinander.

Hierher ist auch wohl nach v. Linstow *Ascaris eperlani* zu stellen, die in den Rückenmuskeln des *Osmerus eperlanus* schmarotzt und wie die Agamonemen eine Larvenform ist. Der von v. Linstow gegebene Querschnitt eines Seitenfeldes, in dem auch das Mittelfeld zur Darstellung kommt, zeigt genau dasselbe Bild, wie unsre beiden Agamonemen.

Letztere sicher zu bestimmen, gelang mir nicht. Wieviel *Ascaris*-Larven in Fischen eingekapselt vorkommen, ist schwer zu sagen. Nach dem nicht seltenen Vorkommen vermute ich in ihnen *capsularia* und *commune*. Wenn erstere die Jugendform von *Ascaris simplex* ist, so würde das ganz gut stimmen, da nach den Literaturangaben (Jägerskiöld) der Bau des Seitenfeldes ganz dem meiner Agamonemen entspricht. Letztere möchte ich kaum mit v. Linstow, 1884, für Jugendformen von *Ascaris incurva* aus *Xiphias gladius* halten, denn wenn ich auch letztere Form nicht näher untersuchen konnte, so ist mir doch nicht wahrscheinlich, daß ihre Seitenlinie anders als bei den übrigen Fischnematoden gebaut sein soll.

XI.

Wir wenden uns nun einer neuen Gruppe zu, den Lungenstrongyliden, von denen mir leider zur Untersuchung nur Material von *Strongylus filaria* vorgelegen hat, das ich der Güte meines Freundes Dr. HEINE in Hannover danke. Ich möchte nicht unterlassen, ihm an dieser Stelle noch einmal vielen Dank für seine Hilfe zu sagen.

Strongylus filaria

läßt, wie aus unsrer Fig. 100 ersichtlich, auch deutlich die Dreiteilung der Seitenlinie erkennen, die auch hier aus einem schmalen Lateralstrang und, dorsal und ventral von demselben, einem breiteren und dickeren Dorsal- bzw. Ventralstrang besteht.

Während das Gewebe des mittleren Feldes ein großalveoläres Aussehen und im allgemeinen nur geringe Tinktionsfähigkeit zeigt, findet sich ein derartiger Bau in paarigen Teilen nur an deren Basis wie ein der Cuticula angelagerter Halbmond, dessen Substanz an der oberen und unteren Grenze, sowie gegen das Mittelfeld von dem einwärts gelegenen Plasma umfaßt wird. Dies erreicht also so in jedem der paarigen Felder an zwei Punkten die Cuticula. Es ist wesentlich dunkler mit Hämalaun gefärbt und zeigt einen gleichmäßig dichten, fein granulierten Bau.

Jedes der drei Felder enthält eine einzige Reihe großer Kerne.

Die Kerne des Dorsal- bzw. Ventralfeldes sind sehr groß, aber mit chromatischen Brocken verschiedenen Kalibers reichlich erfüllt. Sie stehen ziemlich dicht, wenn auch nicht so sehr, wie bei manchen andern Formen, so daß man von ihnen etwa in jedem dritten, vierten (10 μ) Schnitt ein Paar antrifft. Ihr Aufenthaltsort ist die dichte innere Plasmamasse der paarigen Teile.

Entsprechend dem Gesamtbau des Mittelstranges muß sein Kern stets im lockeren, wabigen Gewebe liegen. Die Kerne sind nicht unbeträchtlich kleiner, als die der paarigen Felder und kommen in viel geringerer Zahl vor. Immerhin ist dieselbe gegenüber etwa *Oxyuris* sehr vermehrt. Die Kerne zeigen im wesentlichen denselben Bau wie ihre Nachbarn, doch scheint die Chromatinverteilung etwas feiner zu sein.

In der Rückenlinie sah ich auf meinen Schnitten aus dem Bereich des Rumpfes keine Kerne, in der Bauchlinie kommen einzelne vor. Die Subcuticula läßt keine Kerne erkennen.

Die Muskulatur dieser Form ist hochgradig polymyar und

reduziert cölomyar. Letzterer Begriff soll bedeuten, daß, obwohl die Bretter der contractilen Substanz die für Cölomyarier charakteristische Anordnung besitzen, indem insgesamt der contractile Teil der Zelle durch Aufbiegung der Ränder Rinnenform erhält, so daß die einzelnen Bretter teils senkrecht zur Cuticula, größtenteils aber in andrer, endlich tangentialer Richtung aufeinander liegen, doch keine große Entwicklung contractiler Substanz erreicht wird, weil dieselbe an jeder Faser nur eine enge, niedrige Rinne bildet, der ein ziemlich großer, nach innen vorspringender Plasmateil gegenübersteht; vgl. die Fig. 100.

Der Mitteldarm zeigt im Querschnitt wenige große Zellen, die im Sublimatpräparat sich gegeneinander so wenig abgrenzen, daß man sie fast für ein Syncytium halten könnte. Der Bau ihrer großen runden Kerne entspricht dem des Dorsal- und Ventralfeldes der Seitenlinie.

Auch Augstein (1894) hat bei *Strongylus filaria* in der Seitenlinie je zwei Kernreihen beobachtet, dagegen die Lateralreihe nicht gesehen, ebenso hat er in beiden Medianlinien keine Kerne gefunden. Die Cuticula ist nach ihm kernfrei.

Die Species soll platymyar und holomyar sein. Aber abgesehen davon, daß holomyare Nematoden im Schneiderschen Sinne noch nie mit Sicherheit beobachtet wurden, geht schon aus den sehr guten Figuren des Autors selbst die cölo- und polymyare Natur seines Objektes hervor.

Strongylus convolutus

können wir hier einfügen, da wir von Stadelmann (1892) eine gute Schilderung besitzen:

»Wie allen vorhergehenden Autoren, die kleinere Nematoden beschrieben, gelang es auch mir nicht, Kerne in derselben (der Subcuticula) oder überhaupt eine zellige Struktur nachzuweisen. Ihre Verbindung mit der Cuticula scheint eine sehr innige zu sein. . . . . In ihrem Verhalten und ihrer Zusammensetzung stimmt sie so ziemlich mit den Längslinien überein, die auch hier nur mächtiger entwickelte Teile der Subcuticula zu sein scheinen . . . . Von den beiden Medianlinien, die ja in der Mitte des Rückens und Bauches vom Kopf bis zum Schwanzende verlaufen, ist am meisten die ventral gelegene entwickelt. Beide stellen einen Plasmastrang dar. In der Struktur stimmen sie mit der Subcuticula überein, und pflichte ich daher Schneider vollkommen bei, wenn er sagt (l. c. S. 208): »Nach innen setzt sich die subcutane Schicht in die Medianlinien fort. Auch habe ich keine Kerne in ihnen bei geschlechtsreifen Tieren gefunden. Jede Laterallinie

zerfällt der Länge nach in zwei Teile, deren Trennungsflächen senkrecht zur Körperoberfläche stehen. Das Plasma dieser Abteilungen ist grob gekörnt und enthält große Kerne, die in ziemlich bestimmten Zwischenräumen auftreten..... Mit LEUCKART (S. 14) stimme ich vollkommen überein, daß ihrem morphologischen Verhalten nach die Seitenlinien weiter nichts als Auswulstungen der Subcuticula sind, wenngleich das Auftreten deutlicher Kerne dagegen zu sprechen scheint, wie auch SCHNEIDER S. 216 erwähnt, daß das Gewebe der Seitenfelder nach außen mit der subcutanen Schicht ohne Unterschied zusammenhängt.

Strongylus micrurus

weist nach STRÖRSE (1891) unter der Cuticula beim erwachsenen Tier eine außerordentlich dünne Schicht ohne Kerne auf. Diese Schicht, die Subcuticula, ist an zwei Stellen mächtig entwickelt, nämlich an den beiden Körperseiten (in den Medianlinien dagegen verhältnismäßig nur wenig verdickt). In den Seitenlinien liegt ein Gefäß, an jeder Seite desselben 0,01 mm große, glasig helle Kerne in regelmäßigen Abständen.

Strongylus paradoxus.

v. RZEWUSKI gibt über Kerne in der Subcuticula nichts an. Dagegen findet man nach ihm zahlreiche Kerne in den beiden Seitenfeldern. Die Medianlinien haben eine nur unbedeutende Dicke und fallen deshalb nur wenig ins Auge. Sie erscheinen als einfache Körnerstränge von 0,080 mm Dicke, die über die Muskelschicht nicht vorspringen und keine Kerne aufweisen.

NASSONOWS Abbildung (1900) zeigt bei dieser Species im Flächenpräparat nun deutlich die typische dreiteilige Seitenlinie mit den größeren häufigeren Kernen in den paarigen, den kleineren selteneren (etwa 1 : 2 bis 3) Nuclei im unpaaren Feld, je zu einer Reihe angeordnet.

Groß ist also die Übereinstimmung bezüglich des Kernmangels in der Subcuticula.

Auch eine Teilung der Laterallinien wird meist beobachtet, jedoch gewöhnlich nur eine solche in zwei Stränge angegeben. Wie nun sicher AUGSTEIN das Mittelfeld übersehen hat und selbst bei den so häufig untersuchten Ascariden dasselbe erst relativ spät entdeckt ist, so darf man wohl annehmen, daß von STADELMANN und STRÖRSE die relativ seltenen Kerne desselben übersehen sind, ebenso wie die spärlichen der Bauchlinie von fast allen Autoren nicht bemerkt wurden.

Dies angenommen, würde die ganze Gruppe in sich und mit den

sonstigen Nematoden bezüglich der Epidermisverhältnisse gut übereinstimmen.

Soweit die Abbildungen der Autoren die Muskulatur zu beurteilen erlauben, handelt es sich überall um die gleiche hochgradig polymyare, reduziert cölomyare Bauart wie bei *Strongylus filaria.*

XII. *Strongylus nodularis*

aus dem Magen der Gans zeigt deutlich die typischen Verhältnisse. Fig. 101 läßt uns auf einem Schnitt durch die breite, niedrige Seitenlinie deren Zusammensetzung aus drei Feldern, zwei breiten paarigen und einem sehr schmalen, dieselben trennenden, unpaaren Feld erkennen. Jedes dieser Felder besitzt seine Kernreihe, vide Textfig. *ss*, ähnlich wie die bereits besprochenen Strongyliden. Die Kerne stehen in ziemlich großem Abstand, die der Lateralreihe in reichlich doppelt so weitem wie die der paarigen, die einander im Dorsal- und Ventralfeld nicht symmetrisch zugeordnet sind. Die Kerne der paarigen Felder sind auch in diesem Falle die größeren. Alle Kerne sind bläschenförmig, chromatinarm, mit deutlichem Nucleolus. Fig. 101 *a* und *b* zeigen zwei successive Schnitte, von denen der erste einen Kern der mittleren, der zweite einen solchen der Dorsalreihe aufweist.



Textfig. *ss.*
Strongylus nodularis. Stück der Seitenlinie. Flächenbild.

In der Subcuticula konnte ich keine Kerne entdecken, ebensowenig in der Dorsallinie im Bereiche des Rumpfes.

Die Muskulatur ist polymyar und nur sehr wenig cölomyar.

Strongylus striatus (Fig. 106)

zeigt Verhältnisse, die sich der vorigen Form eng anschließen. Die Dreiteiligkeit des Seitenfeldes ist deutlich, der Lateralstrang schmal mit kleineren selteneren Kernen. Überhaupt stehen die Kerne nicht sehr dicht. Sie sind in den paarigen Feldern sehr groß. Alle Nuclei haben deutlichen Nucleolus. Die Gesamtform des Seitenfeldes ist breit und besonders im hinteren Körperteil flach.

Die Subcuticula ist kernlos, die Medianlinien zeigen im Rumpf den gewöhnlichen Befund.

Die Muskulatur ist polymyar, aber fast platymyar.

XIII.

Aus der Gattung *Pseudalius*, die ich hier anschließe, stelle ich voran

Pseudalius minor,

eine kleine, mehr gedrungen gebaute Form.

Die Verhältnisse der Seitenfelder sind in dieser Gattung nicht so übersichtlich, wie in den bisherigen. Das rührt daher, daß das Mittelfeld nur sehr gering entwickelt erscheint, als ein kleiner Strang helleren Plasmas, der auf jedem Querschnitt als ein kleines, helles Feld sichtbar ist, und daß das Dorsal- und Ventralfeld einwärts von diesem hellen Plasmastrang so miteinander verschmelzen, daß eine Grenze zwischen beiden mir nicht sichtbar geworden ist, vgl. Fig. 102*a rSl.* Wenn nun auch die Kerne der paarigen Stränge im ganzen sich auf beiden Seiten der Laterallinie halten, so bilden sie doch dort keine deutliche Reihe, sondern stehen bald mehr in der Mitte, bald mehr dem Rande der Seitenlinie genähert. Nicht selten findet sich sogar ein Kern mitten in der Seitenlinie, direkt einwärts von deren Mittelfeld. Solche Kerne, Fig. 102 *b*, unterscheiden sich nicht wesentlich von den übrigen Nuclei der paarigen Felder. Sie erscheinen, wie diese, groß, kugelig, mit groben dunklen chromatischen Brocken und einem unter diesen sich kaum abhebenden Nucleolus, besitzen also mit den Nuclei von *Strongylus filaria* einige Ähnlichkeit. Sie liegen ebenfalls in dem durch das Zusammenfließen von Dorsal- und Ventralfeld entstandenen Syncytium, und zwar in dessen dunkel sich tingierenden basalen Teil grobkörnigen Protoplasmas, während der nach innen zu von diesem gelegene hellere Teil stets kernfrei bleibt.

Derselbe ist, wie das ganze Seitenfeld, vorn schlanker und höher,

Fig. 102 *b*, um von da nach hinten niedriger und breiter zu werden, Fig. 102 *a*, 102 *c*.

Auch im Mittelfeld treten nun von Strecke zu Strecke Kerne auf, Fig. 102 *a*, *c*, die etwas kleiner sind als die übrigen, radiär ein wenig zusammengedrückt erscheinen und einen deutlichen Nucleolus aufweisen, während das Chromatin feiner verteilt ist, als in denen der Umgebung. Diese Kerne sind auch hier zahlreicher als bei den Oxyuren, finden sich aber, wie bei jenen, stets symmetrisch rechts und links. In diesen Kernen (Fig. 102 *a lSl*, Fig. 102 *c* zeigen sie in verschiedenen Körpergegenden) sehe ich die Nuclei der Lateralreihe.

Die Subcuticula ist auch bei dieser Form überall völlig kernfrei.

Von den Medianlinien zeigt im Bereich des Rumpfes die Rückenlinie ebenfalls keine Kerne, wohl aber stehen solche vereinzelt in der Bauchlinie. Im Vorderende finden sie sich in allen Längswülsten.

Die Muskulatur unsrer Art ist hochgradig polymyar und cölomyar, wenn sich die contractile Substanz auch nicht, wie bei manchen Ascariden, häufig um die Enden der Faser zu schließen scheint, so ist doch der der Subcuticula anliegende Teil nur sehr schmal, während die nach innen umgebogenen Ränder sehr hoch sind. So erscheint jede Faser wie eine senkrecht zur Cuticula gestellte Platte. An jeder solchen hängt das Sarcoplasma der Zelle wie ein Sack, der nach der Medianlinie herübergedrückt ist, und erst dicht neben der letzteren findet sich dann der Kern der betreffenden Muskelfaser (Zelle), der in seinem Bau im wesentlichen mit dem der Seitenfeldkerne übereinstimmt.

Auf diese Weise sind die Muskelkerne rechts und links neben jeder Medianlinie zu einem Längsstreifen angeordnet, was auch Flächenbilder sehr schön übersehen lassen.

Der Mitteldarm besteht im Querschnitt aus wenigen großen Zellen, zwischen denen im Sublimatpräparat Grenzen nicht zu sehen waren, so daß man von einem Syncytium sprechen könnte. Auch ihre Kerne zeigen dieselbe rundlich-bläschenförmige Gestalt mit groben Chromatinbrocken und undeutlichem Nucleolus, wie die Kerne der Muskulatur und der Seitenlinie.

Pseudalius convolutus

zeigt im wesentlichen ganz denselben Bau der Seitenfelder wie *minor*, auch hier sind die paarigen Teile einwärts vom unpaaren zusammengeflossen. Auch hier findet sich eine innere hellere Plasmamasse gesondert von einer dunklen, grob granulierten, die die Kerne enthält. Nur basal finden wir auch in jedem der paarigen Stränge einen

Längsstreifen helleren Plasmas differenziert, der aber vom Mittelfeld durch einen Zug stark färbbarer Substanz getrennt ist.

Das letztere ist besonders in die Höhe stärker entwickelt, als bei *Pseudalius minor* und läßt einen leicht fibrillären Bau seines Plasmas erkennen.

Die Kerne der paarigen Reihen zeigen im wesentlichen denselben Bau wie bei *Pseudalius minor*, nur daß der Nucleolus vielleicht etwas stärker als dort hervortritt. Im vorderen Teil, wo das Seitenfeld schmal ist, erscheinen sie zum Teil seitlich zusammengedrückt.

Auch hier treten über die Mitte des Seitenfeldes verschobene Kerne auf und sind Längsreihen so wenig deutlich ausgebildet, wie bei der vorigen Form, Fig. 103 *a*.

Die Kerne der Lateralreihe, Fig. 103 *b*, erscheinen wieder im hellen Lateralstrang gelagert, chromatinärmer, mit deutlichem Nucleolus und, wenn auch nur wenig, kleiner, als die der Nachbarschaft. Sie sind viel spärlicher als letztere und stehen rechts und links symmetrisch. Die Substanz der Seitenlinie geht völlig unverändert in die Subcuticula über.

In der Subcuticula fehlen die Kerne.

Über die Medianlinien gilt dasselbe, wie bei der vorigen Form.

Die Muskulatur zeigt ebenfalls die gleiche Anordnung, auch der Kerne, wie bei *Pseudalius minor*, nur ist der contractile Teil nicht ganz so stark entwickelt, wie bei diesem und ragt daher nicht so tief in die Leibeshöhle hinein.

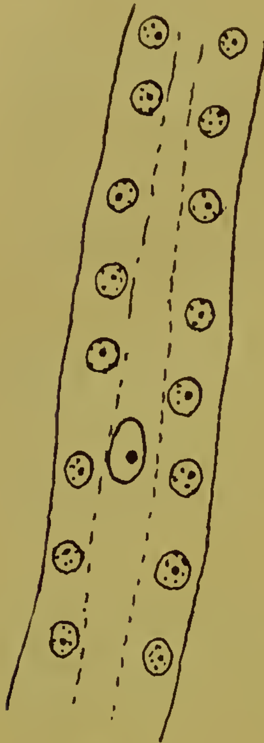
Im Mitteldarm liegen Kerne stets zu zwei oder drei in kleinen Nestern beisammen, jeder umgeben von ein wenig stärker färbbarem Plasma. Zellgrenzen sind nicht deutlich, von außen her ziehen zellgrenzenähnliche Linien eine Strecke weit in das Syncytium hinein und teilen um jedes Kernhäufchen oberflächlich ein Stück Protoplasma ab. Die so nur unvollständig getrennten Zellen wären also mehrkernig. Sie sind ziemlich breit und umgeben in nur geringer Zahl das Darmlumen.

Pseudalius tumidus.

Diese kleine Form zeigt insofern einfachere Verhältnissc, als in den paarigen Teilen der Seitenfelder die Kerne genau zu zwei Längsreihen geordnet sind. Zwar stellt sich auch hier der Mittelteil als kleiner, heller Strang (oder im Querschnitt Fig. 104 als ein rundliches, helles Feldchen) dar, der gewissermaßen wie in einem Tunnel den einwärts von ihm sich ohne Grenze vereinigenden paarigen Hälften eingelagert ist, aber, wie gesagt, licgen die Kerne des dorsalcn und

ventralen Teiles je schön in einer Reihe, so daß Kerne gerade einwärts vom Mittelfeld durchaus nicht beobachtet wurden, vgl. Textfig. *tt*.

Zugleich ersicht man aus dieser Figur, daß auch insofern das Verhalten der Seitenlinienkerne von dem bei den besprochenen *Pseudalius*-Species abweicht, als die sehr seltenen Kerne des Mittelstranges hier die des Dorsal- und Ventralteiles sehr beträchtlich in Größe übertreffen. Der Bau der letzteren, die in unsrer Fig. 104 etwas zusammengedrückt erscheinen, ist, wie daselbst zu ersehen, wesentlich der gleiche, wie bei den übrigen *Pseudalius*-Arten. Der Lateralreihenkern ist, wie gesagt, größer, oval und relativ chromatinarm, mit deutlichem Nucleolus.



Textfig. *tt*.
Pseudalius tumidus. Stück der Seitenlinie, Flächenbild, aus einem Sagittalschnitt.

Die Einlagerung des hellen Mittelfeldes tritt auch in der Flächenansicht der Seitenlinien deutlich hervor und ist in der Textfigur durch zwei Linien markiert.

Die Subcuticula ist bei *Pseudalius tumidus* wie bei *convolutus* und *minor* völlig kernfrei.

Die Muskulatur läßt bei dieser Species den gleichen hochgradig polymyaren und reduziert cölomyaren Typus erkennen, wie bei *Strongylus filaria*, wenn auch die Reduktion der contractilen Substanz nicht ganz so hochgradig erscheint wie dort.

Der Darm zeigt sich auch hier im Querschnitt aus nur wenigen syncytial vereinigten Zellen aufgebaut, deren Kerne denselben Charakter tragen wie bei *Pseudalius minor*.

Pseudalius arcticus

wollen wir hier anschließen. Von ihm bildet v. Linstow Schnitte durch die Seitenlinie ab, die wesentlich mit unserm Bild übereinstimmen. Sie zeigen im nicht ganz nach innen durchgeteilten Seitenfeld im Querschnitt oben und unten einen Kern, während das Mittelfeld als rundliche Scheibe erscheint, in der v. Linstow keinen Kern einzeichnet. Hier wird die Angabe dieses Autors von Cobb ergänzt, der von seinem *Strongylus arcticus* sagt: Die Seitenfelder »erstrecken sich als zwei fast 0,1 mm breite Längswülste von dem einen bis zum andern Ende des Körpers. Sie sind 40 μ dick und aus großen Zellen aufgebaut. Die

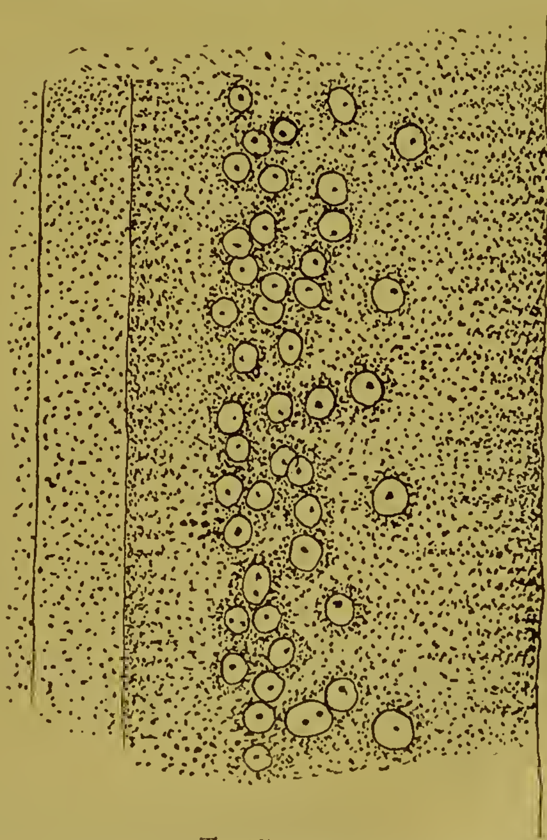
Kerne dieser Zellen, welche ein oder mehrere Kernkörperchen tragen, besitzen einen Durchmesser von 0,01 mm. In der Substanz jedes Seitenfeldes eingebettet, und zwar neben der Körperwand, sehe ich ein Paar Gebilde, welche an allen Querschnitten wie zwei Gänge aussehen. Sie sind aber keine wirklichen Gänge, wie man sich überzeugen kann durch Betrachtung der Fläche. So betrachtet, sehen sie vielmehr wie zwei Reihen von Zellen aus, daß sie jedoch diese Zusammensetzung haben, ist nicht außer Zweifel. (Jedenfalls sind Kerne nicht regelmäßig nachzuweisen.) Diese Angabe kann man wohl auf das rechte und linke Mittelfeld mit seinen seltenen Kernen beziehen.

Der Bau der Laterallinie würde also der des *Pseudalius tumidus* gleichen. Auch die Muskelentwicklung ähnelt dieser Species, doch ist sie nicht so stark reduziert, und im Darmbau zeigt sich ebenfalls Ähnlichkeit mit den andern *Pseudalius*-Arten.

XIV. *Filaria papillosa*

ist die einzige Form dieser artenreichen Gruppe, die ich untersuchen konnte.

Ihre flach ins Innere vorspringende breite Seitenlinie (Fig. 105) läßt die Dreiteilung deutlich hervortreten. Während der mittlere Teil nur sehr schmal ist und seine symmetrisch rechts und links gelagerten Kerne nur in weiten Abständen auftreten, sind die paarigen Stränge mit Kernen reichlich bevölkert. Dieselben verbreiten sich auch einwärts, liegen also nicht nur der Basis an. Jeder läßt in seiner Umgebung einen kleinen dunkler mit Hämalaun sich färbenden Plasmahof hervortreten. Je näher der Mitte, um so kleiner sind durchschnittlich die Kerne, doch ist die Größenzunahme gegen



Textfig. *uu.*

Filaria papillosa. Stück des Seitenfeldes, Flächenbild, etwas mehr als die Hälfte gezeichnet.

den Rand des Seitenfeldes hin keine bedeutende. Dies tritt besonders in Textfig. *uu* deutlich hervor. Den feineren Bau der Seitenfelder und die verschiedenen in ihnen verlaufenden Schichten dichteren und weniger dichten Protoplasmas, sowie die Art des Überganges derselben in die Subcuticula ersicht man in unserm nach einem Goldpräparat gefertigten Schnitt Fig. 105 recht deutlich. Aus demselben geht zugleich hervor, daß die Lateralkerne auch hier die der paarigen Felder an Größe beträchtlich übertreffen.

Alle Kerne sind bläschenförmig, mit nicht reichlichem Chromatin und sehr deutlichem Nucleolus.

Die Subcuticula zeigt keine Spur von Kernen. Die Rückenlinie ist im Rumpfe ebenfalls kernfrei, während sich in der Bauchlinie einzelne Nuclei finden.

Die Muskulatur ist polymyar und hochgradig cölomyar.

Die Angaben, die ich in der Literatur über andre Filarien finde, sind mir leider zum Teil nicht zugänglich.

Thiesing fand bei

Filaria sanguinis hominis

in der Subcuticula keine Kerne. Die Seitenfelder »stellen an beiden Seiten gleich gebaute, schwache Verdickungen der Subcuticula dar. In ihr finden sich Kerne, welche in einer Längsreihe angeordnet sind« (die Figur zeigt jedoch deutlich zwei Längsreihen im Seitenfeld), mit einem schmalen Zwischenstreif, in welchem in dem kurzen gezeichneten Stück kein Kern liegt.

Filaria labiata

soll nach Condorelli-Francaviglia (1895) (nach Ref. Zool. Jahresber.) Hypodermiszellen aufweisen, die nicht zu einem Epithel zusammenschließen. Über die Seitenfelder erfahren wir leider nichts.

Bei

Filaria reticulata

sollen nach Pader (1901) (Ref. Zool. Jahresber.) in der inneren Schicht der Subcuticula längliche, dicht gedrängte Zellen den Eindruck eines Cylinderepithels hervorrufen.

Bei

Filaria Sarasinorum

tritt nach A. Meyers Figur (1896) deutlich eine Zweiteilung des Seitenfeldes auf, und in jedem Teil des Querschnittes findet sich ein basal gelegener Kern. Das Mittelfeld mag hier, wie so oft, übersehen sein.

[*Filaria Zschokkei*

zeigt nach Abbildung desselben Autors ähnlichen Querschnitt wie meine Agamonemen.]

Filaria loa

enthält nach LUDWIG und SÄMISCH (1895) in der Seitenlinie deutliche Kerne, doch fehlen Angaben über die Subcuticula.

So läßt sich ein sicheres Bild über die Verhältnisse dieser Filarien hier nicht entwerfen und muß gewartet werden, bis es gelingt, diese Tiere aufs neue zu untersuchen, mit besonderer Berücksichtigung der hier in Frage kommenden Verhältnisse.

XV.

Von der Schar der übrigen parasitischen Nematoden kleinerer Gruppen konnte ich nichts selbst untersuchen.

Dispharagus denudatus.

Von den Seitenfeldern dieses Wurmes sagt BÜTSCHLI: Dieselben stellen körnige, nicht sehr breite Felder dar, in welchen man an den Rändern je eine Reihe kleiner Kerne herablaufen sieht, während in der Mittellinie sich eine Reihe größerer ovaler Kerne findet; sie besitzen demnach dieselbe Struktur, wie ich sie schon früher von gewissen Oxyuriden zu schildern Gelegenheit hatte.

Muskulatur polymyar.

Über die Subcuticula erfahren wir leider nichts.

Auch für

Heterodera Schachtii

finden wir die Dreiteiligkeit der Seitenlinien von STRUBELL (1888) angegeben, sowie das häufigere Auftreten von Kernen in ihnen, die sonst nur sehr spärlich (? !) vorkommen.

Von

Tropidocercus fissispina

bildet v. LINSTOW 1899 ein dreiteiliges Seitenfeld im Querschnitt ab. In den größeren symmetrischen Hälften finden sich ein bis zwei große Kerne.

Ichthyonema sanguineum

enthält nach v. LINSTOWS Angabe in der Seitenlinie ebenfalls zwei Längsreihen von Kernen.

Bei Jägerskiöld (1894) finden wir leider keine Angabe, weder über Kerne in der Subcuticula, noch über solche in den Seitenfeldern, doch läßt sich aus Jägerskiölds Annahme, daß zahlreiche, in der Subcuticula zerstreute, stark lichtbrechende Körper die von Willemoes-Suhm hier bei *Ichthyonema globiceps* beschriebenen Kernkörper seien, die letzterer als Reste untergegangener Kerne deutet, darauf schließen, daß Jägerskiöld in der Subcuticula keine Kerne gefunden hat.

Die Kerne der Mittelreihe sind leider bei dieser Form von keinem der Autoren beschrieben.

So darf man auch bei dieser Form wohl annehmen, daß die Subcuticula kernlos ist und die zugehörigen Kerne im Bereich des Rumpfes sich in den Seitenlinien finden.

Von

Lissonema rotundatum

bildet v. Linstow im Querschnitt ein Seitenfeld ab mit drei deutlichen Kernen nebeneinander, von denen einer genau in der Mitte, die andern zu ihm etwa symmetrisch liegen. Auch dies ließe sich in unserm Sinne deuten, wenn auch keine Dreiteilung der Seitenlinie gezeichnet ist.

Lecanocephalus annulatus

bespricht Hamann (1895) in seinen Nematoden II. Über die Seitenlinien erwähnt er, daß dieselben breite Wülste sind, die durch einen Zellstrang in eine gleiche Rücken- und Bauchhälfte geteilt werden. In den Seitenwülsten liegen zwei Längsreihen von Kernen, die regelmäßig paarweise angeordnet sind.

Auch diese Form zeigt also das typische Verhalten, das wir besser als Hamann gar nicht darstellen könnten.

XVI.

Als letzte Form hätten wir noch

Mermis

zu beschreiben. Es erscheint dies jedoch hier überflüssig infolge der eingehenden Behandlung, die Rauther derselben gewidmet hat.

Auch er findet das Seitenfeld im Rumpfe aus drei Teilen mit je einer Kernreihe aufgebaut, von denen die dorsale und ventrale unter sich gleich sind, während die mittlere nur mit einem schmalen Fortsatz die Cuticula erreicht.

Bei der Dorsallinie wird von Kernen nichts erwähnt. Sie und die Submedianlinien sind nur insofern von Interesse, als sie ebenfalls Teile

des Subcuticulargewebes, im Dienste des Nervensystems verwendet, zeigen.

Die Ventrallinie enthält Kerne, die denen der Seitenlinie in der Struktur entsprechen, aber regelmäßig oval sind; auch sie werden als Matrixzellen der Cuticula angesehen.

Die Subcuticula ist ganz kernlos.

Im Kopfende dagegen finden sich Nuclei in allen vier Hauptlängslinien, die hier wesentlich an Größe zunehmen.

Ich kann diese Befunde aus eigner Erfahrung nur bestätigen, und wenn ich auch die Ventrallinienzellen im Rumpf aus vergleichenden Gründen sonst nicht unbedingt als Matrixzellen der Cuticula ansehen möchte, so kann ich doch nicht leugnen, daß die Mehrzahl der Ventrallinienzellen, die hier sehr zahlreich sind, diesen Eindruck machen.

Dann fällt auf, daß die Kerne der drei Felder in der Seitenlinie an Struktur, Größe und Zahl sich voneinander nicht unterscheiden und nur durch den oben erwähnten Formunterschied eine gewisse, wenn auch unbedeutende Reminiscenz der ursprünglichen Differenz dieser drei Zellreihen gewahrt wird.

Fassen wir die Ergebnisse zusammen, so ergibt sich als Regel, daß, abgesehen vom Schwanzende, hinter den Muskeln, wo eben durch deren Fehlen Längslinien nicht mehr vorkommen, bei den Nematoden die Subcuticula der Kerne entbehrt.

Solche finden sich nur in den Einwulstungen der Subcuticula, die wir Längslinien nennen.

Im Rumpf ist die Dorsallinie kernlos.

Die Ventrallinie besitzt einzelne Kerne, die aber in den Fällen (Fischascariden), wo die Kerne der Seitenfelder, Muskeln usw. von den Ganglienzellkernen deutlich verschieden sind, den Typus letzterer tragen, überhaupt wohl meist dem Nervengewebe zugehören. Von den besonderen Kernen des Anus, Excretionsporus usw. wird dabei natürlich abgesehen.

Meist enthält das Seitenfeld nur drei Reihen von Kernen. Doch können sich letztere auch wesentlich vermehren. Sind sie außerordentlich zahlreich und klein, so finden wir Kernhaufen, d. h. Gruppen dicht gedrängter kleinster Kerne, und zugleich liegen Kerne in großer Zahl in der ganzen Subcuticula und den sekundären Längslinien verbreitet.

Eine Abweichung vom beschriebenen einfachen Grundplan besitzt das Seitenfeld bei einzelnen Formen, indem dort neben den drei Kernreihen einzellige Drüsen (oder Sinneszellen?) vorkommen.

Nie werden in der Seitenlinie Kerne vermißt. Wenn SCHNEIDER in seiner Monographie dies behauptet, so muß ich ihm entschieden widersprechen.

Im Kopf zeigen alle vier Hauptlängslinien Kerne, zugleich bildet sich das Gewebe der Längslinien, ins Innere des Tieres vordringend, zum Stützapparat für den Nervenring und die nervösen Centren um.

Literaturverzeichnis siehe am Schlusse der folgenden Arbeit.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

Fig. 82 *a*. Seitenfeldquerschnitt von *Rhabditis teres* mit Kern im Mittelfeld. *b*. Dasselbe, Kerne in den paarigen Strängen. *D*, Darm; *M*, Muskulatur. FLEMMING Safranin. 900/1.

Fig. 83. *Strongylus auricularis*. *a*, Schnitt durchs Seitenfeld; *b*, Stück aus dem darauf folgenden Querschnitt; *c*, dasselbe Seitenfeld, folgender Schnitt; *d*, dasselbe Seitenfeld, vierter Schnitt; *e*, Schnitt durch die Bauchlinie mit Kern. Sublimat-Hämalaun-Eosin. 400/1.

Fig. 84. *Oxyuris vermicularis*. Seitenfeldquerschnitt. Sublimat, Gold. 600/1.

Fig. 85. *Oxyuris ambigua*. Dasselbe. *a*, im Vorderende; *b*, in der Körpermitte. Sublimat. Hämalaun-Eosin. 600/1.

Fig. 86. *Oxyuris curvula*. *a*, Dasselbe. 85/1; *b*, Mittelstück von *a*. 400/1. Sublimat, Gold.

Fig. 87. *Sclerostomum equinum*. Eine Hälfte und Mittelstück eines Seitenfeldquerschnittes. Sublimat, Hämalaun-Eosin. 200/1.

Fig. 88. *Rhabdonema nigrovenosum*. *a*, Querschnitt der Seitenlinie. Chrompikrinsäure, Hämalaun-Eosin. 400/1. *b*, Flächenbild der Seitenlinie aus einem Sagittalschnitt, ebenso. 200/1.

Fig. 89. *Nematoxys ornatus*. *a*, *b*, Querschnitte; *c*, Flächenbild aus einem Sagittalschnitt. Sublimat, Hämalaun. 400/1.

Fig. 90. *Plectus parietinus*. Stück mit Seitenfeld aus einem Querschnitt. Sublimat, Hämalaun-Eosin. 900/1.

Fig. 91. *Cucullanus elegans*. Querschnitt der Seitenlinie. Sublimat, Hämalaun-Orange. 400/1.

Fig. 92. *Heterakis vesicularis*. Dasselbe. Sublimat, Hämalaun. 400/1.

Fig. 93. *Ascaris mucronata*. Dasselbe im Rumpf. *b*, das Längsliniengewebe in einem Querschnitt durch das Kopfende. Sublimat, Hämalaun. *a* 200/1, *b* 300/1 (von verschiedenaltrigen Tieren).

Fig. 93 *a* ist der Raumersparnis halber schon auf Taf. XXVI gerückt.

Tafel XXVI.

Fig. 93 *a* siehe unter Taf. XXV.

Fig. 94. *Ascaris clavata*. Seitenfeldquerschnitt. Sublimat, Hämalaun. 300/1.

Fig. 95. *Ascaris collaris.* Dasselbe mit einem Stück Darmquerschnitt. Sublimat, Gold. 300/1.

Fig. 96. *Ascaris megalocephala.* Dasselbe. Sublimat, Hämalaun-Eosin. 300/1.

Fig. 97. *Ascaris mystax* erwachsen. *a*, Kerne der Subcuticula in der Nähe der Medianlinie, Flächenansicht. *b*, Dasselbe in der Nähe der Seitenlinie. Alkohol, Hämalaun. 400/1.

Fig. 98. *Ascaris mystax*, jüngeres Individuum. Querschnitt der Seitenlinie. Sublimat, Hämalaun-Eosin. 200/1.

Fig. 99. *Agamonema commune?* Dasselbe. 400/1.

Fig. 100*a*, *b*. *Strongylus filaria.* Dasselbe. 400/1.

Fig. 101*a*, *b*. *Strongylus nodularis.* Dasselbe. 400/1.

Fig. 102. *Pseudalius minor.* *a*, Querschnitt: Lateral-, Ventrallinie, Subventrallinien, Darm, Geschlechtsapparat. *b*, *c*, Querschnitte der Seitenfelder. Sublimat, Hämalaun. *a* 300/1; *b* und *c* 450/1.

Fig. 103*a*, *b*. *Pseudalius convolutus.* Dasselbe. 450/1.

Fig. 104. *Pseudalius tumidus.* Dasselbe. 900/1.

Fig. 105. *Filaria papillosa.* Dasselbe. Sublimat, Gold. 200/1.

Fig. 106*a*, *b*. *Strongylus striatus.* Dasselbe. Hämalaun. 600/1.

V.

Zusammenfassende und theoretische Betrachtungen.

Wir haben nun unser Programm insoweit durchgeführt, als wir an einer Reihe verschiedener Arten die Entwicklung studiert, und trotz deren relativ weiter systematischer Divergenz übereinstimmende Resultate erhalten haben, und anderseits aus der vergleichenden Betrachtung einer großen Reihe erwachsener Formen in der Lage sind, die Grundzüge der Nematodenorganisation bezüglich der Subcuticula und Seitenfelder herauszuschälen als einen einfachen, allerdings von den Verhältnissen der häufigst untersuchten Formen ein wenig abweichenden Bautypus, der sich bequem an unsre embryologischen Erfahrungen anschließt.

Das übereinstimmende Resultat des embryologischen Teiles war: »Es geht das definitive Epithel der Körperoberfläche nur aus sechs Längsreihen von Zellen hervor, die im mittleren und hinteren Teil des Dorsum gelegen sind. Eine Zellvermehrung findet dabei nicht statt. Die Zellkörper und Kerne dieser Zellen rücken in die Längslinien, besonders in die Seitenfelder« (Bd. LXXXVI, S. 51). »Subcuticula und Seitenfelder bilden zusammen die ectodermale Epidermis, die Matrix der Subcuticula. Sie bestehen aus fünf Reihen großer Zellen, deren Körper mit den Kernen in den Längslinien liegen. Während sich hinten nur in den in sich wieder symmetrisch gebauten Seitenlinien Kerne finden, und zwar je drei Reihen, kommen vorn in jeder Längslinie Kerne vor.« Bd. XCI, S. 230 und wir schlossen: »Wenn auch diese Verhältnisse zunächst für die Larve allein gelten, so will das bei den Nematoden, deren Entwicklung ohne echte Metamorphose verläuft, eine geringere Einschränkung sein, als es etwa bei Anneliden wären. So werden wir also erwarten dürfen, unter den erwachsenen Formen neben vielleicht stark umgebildeten doch auch einige zu treffen, bei denen sich der ontogenetische Grundzug des Baues noch erkennen läßt.«

Diese Erwartung hat uns nicht getäuscht.

Die voraufgehende Arbeit lehrte, daß auch das Epiderm der erwachsenen Nematoden nach demselben Grundplan gebaut ist. Es überzieht den ganzen Körper außerhalb der Muskeln und ist nur in den sog. Längslinien, besonders den Seitenfeldern, stark entwickelt,

unter den Muskelfeldern (Subcuticula) dagegen mehr oder weniger, oft sehr dünn, so daß es bei kleinen Formen wohl manchmal überhaupt an dieser Stelle kaum sicher nachzuweisen ist. Die Kerne dieses Integuments liegen in den Längslinien, vorwiegend im Seitenfeld, und zwar so, daß im hinteren Körperteil (Rumpf) alle Kerne der Epidermis in den Laterallinien liegen, wo sie zu drei Längsreihen angeordnet sind, vorn dagegen Nuclei in allen vier Hauptlängslinien auftreten. Diese Epidermis bildet im Laufe des Lebens zu wiederholten Malen die Cuticula.

Wir stellen damit für alle Nematoden dasselbe Verhalten als Grundtypus hin, das HAMANN 1895 usw., NASSONOW 1897 für *Oxyuris flagellum*, STEWART für *Oncholaimus* und endlich RAUTHER 1906 für *Mermis* beschreibt und dem sie, nur auf der anatomischen Grundlage fußend, auch dieselbe Deutung gaben, ohne einer auf die andern Rücksicht zu nehmen.

Der Epidermisbau ist also im Grundprinzip genau derselbe bei den erwachsenen Nematoden, den wir den Embryo sich erwerben sahen, und dessen Entstehung wir Schritt für Schritt verfolgen konnten. Es ist so gut wie selbstverständlich, diese Übereinstimmung eben damit zu erklären, daß im postembryonalen Leben meist wesentliche Änderungen im Aufbau des Integuments nicht vorkommen.

Das Fazit der vorliegenden Studie wäre also: Nach oder während der Gastrulation differenzieren sich zu Epidermiszellen zunächst sechs Zellreihen auf dem Rücken des Embryo (im Vorderteil liegen wohl etwas abweichende Verhältnisse vor), deren einzelne Elemente großenteils ihrer zellgenealogischen Abkunft nach bekannt sind. Dabei nehmen sie an Größe recht beträchtlich zu und beginnen den übrigen Embryonalkörper zu umwachsen. Obwohl nun aus diesen sechs alsbald durch Vereinigung der beiden medialen Reihen fünf werden, bleiben doch die Kerne in sechs parallele Längsreihen geordnet. Hat dann die Umwachsung die ventrale Medianlinie erreicht, so wird durch das periphere Vordringen der vier Muskelfelder die Epidermis unter diesen zur Subcuticula verdünnt, während sie zwischen ihnen dick als Längslinien stehen bleibt. In letztere treten die Kerne, im Rumpfe alle in die Seitenlinien, vorn auch in die Bauch- und Rückenlinien (nach ganz bestimmter Norm). Hier bleiben nun die Kerne auch in der Regel das ganze Leben liegen, und diese ganze kernhaltige Epidermis regeneriert dann bei den verschiedenen Häutungen die Cuticula, in deren Bildung sie also nie ganz aufgeht.

Im Rumpf ragen die Seitenfelder durch ihre Bedeutung hervor,

da sie hier allein die Träger der Epidermiskerne sind. Dieselben sind auch beim Erwachsenen noch wie beim Embryo in je drei Reihen angeordnet, von denen die obere und untere sich übereinstimmend weitergebildet haben, während die mittlere ihre besonderen Wege geht. So ist hier das Seitenfeld also in sich symmetrisch.

Die Submedianlinien sind ebenfalls Teile der Subcuticula oder besser der Epidermis, die aber bei den meisten Formen unbedeutend sind und von deren Funktion wir nichts wissen. Weil sie aber eine notwendige Folge meromyaren Muskelbaues sind, so darf man sie wohl für einen primären Bestandteil der Nematodenorganisation halten, da ja die Larven meromyar sind. Dann würden die von ihnen getrennten Muskelstreifen den beiden Muskelzellreihen der Meromyarier homolog sein.

Von den beiden Medianlinien sahen wir stets ein verschiedenes Verhalten.

Die Rückenlinie zeigt sich schon beim Embryo völlig kernlos. War auch ihre Gegend die Urheimat der gesamten Epidermis des Rumpfes, so sind doch alle Kerne hier ausgewandert und andre von innen her gerade hier nicht nachgerückt. So wurde die Rückenlinie zu einer geringen kernlosen Verdickung der Epidermis zwischen den subdorsalen Muskelfeldern, doch wissen wir, daß sie als Trägerin des dorsalen Längsnerven von großer Wichtigkeit ist. Kernlos fanden wir sie auch im Rumpf bei allen von uns darauf untersuchten erwachsenen Nematoden. Nur bei Formen, deren gesamte Subcuticula von Kernen durchsetzt ist, die aber zu den Ausnahmen gehören, finden wir auch hier Kerne, die dann oft besonders schön groß sind, so bei *Oxyuris curvula.*

Wenn wir in der Literatur Angaben finden, die schlechthin »die Längslinien« als kernhaltig ansprechen, erscheint es fraglich, wie weit der betreffende Autor mit Aufmerksamkeit diese Linien auch im Rumpfe studiert hat. Bei der Entstehung derselben ist ihre Kernhaltigkeit im Rumpfe schwer verständlich. Da wir aber schon bei den Varietäten von *Cucullanus* sahen, daß manches Unerklärliche vorkommen kann, erlauben wir uns auch hier nicht, ohne die betreffenden Formen untersucht zu haben, die Angaben der Autoren zu bestreiten, sind aber der Überzeugung, daß solches Verhalten bei Arten, die sonst kernlose Subcuticula haben, etwas gegenüber dem hier ausgeführten Verhalten im Bereich der Nematoden recht seltenes sein dürfte.

Dagegen finden wir Kerne in der Bauchlinie bei allen von uns untersuchten Nematoden. So ähnlich dieselbe sonst in mancher Beziehung der Rückenlinie ist, so verschieden war ihre Entwicklung.

Während letztere gewissermaßen mit der Epidermis gleichzeitig da war, hat sich die Bauchlinie an der Stelle der Verwachsungsnaht der Epidermiszellen gebildet, derselben Stelle, wo kurz zuvor das letzte kleinzellige Material ins Innere gedrängt war. Dasselbe bleibt hier größtenteils medioventral liegen, so daß bei dem Embryo die Bauchlinie von Anfang an kernhaltig erscheint, eben dadurch, daß nun die kleinen Zellen dieser Gegend in das zwischen die beiden subventralen Muskelfelder als Bauchlinie eindringende Gewebe zu liegen kommen. Wenn wir auch nicht ausschließen konnten, daß bei der Larve einige dieser kleinen Zellen die Cuticula berühren, so sind dieselben doch ganz andrer Herkunft als die Zellen der Seitenfelder und haben mit der Integumentbildung wohl nichts zu tun. Von den Kernen an Anus und Vulva ist hier natürlich abgesehen.

Bei diesen entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen kann es uns nicht wundernehmen, daß wir auch beim erwachsenen Wurm die Bauchlinie überall kernhaltig treffen, aber wir werden von vornherein vorziehen, diese Kerne nicht als Epidermiskerne anzusehen, einmal eben ihrer Entwicklung wegen, dann, weil sich bei gewissen großen Formen (*Oxyuris curvula* usw.) leicht für viele Zellen dieser Gegend der nervöse Charakter dartun läßt. Vor allem aber lassen uns Formen, wie die Fischascariden, die Verschiedenheit dieser Kerne von den Epidermiskernen der Seitenlinien so deutlich durch histologische Verschiedenheit (s. o.) erkennen, wie nur irgend ein Embryonalstadium. Wir können uns daher nicht entschließen, beregte Nuclei allgemein als Epidermiskerne anzusehen, im Anschluß an RAUTHERS Befund, sondern rechnen sie einstweilen zum Nerven-Sinnes-Apparat. Eine weitere Klärung hoffe ich mit Hilfe der Konstanzerscheinungen hier später bringen zu können, in einem der folgenden Aufsätze über letzteres Problem.

Die Subcuticula ist bei den meisten Nematoden im Rumpf kernlos, ganz des gleichen geweblichen Baues wie die Median-, Submedian- und die ganzen oder ein Teil der Seitenfelder, in deren Gewebe sie stets ohne eine Spur von Grenze übergeht. Wie sie kernlos wurde, oder vielmehr, daß sie gleich kernlos entstand, der kernlose Teil der in den Seitenfeldern gelegenen Zellen ist, lehrt die Entwicklungsgeschichte.

Daß sekundär aus den Seitenfeldern wieder Kerne in die Subcuticula eindringen können, lehrte der vergleichend histologische Teil. Während wir bei den großen Ascariden diesen Vorgang fast direkt verfolgen konnten, wo sehr junge Exemplare noch eine fast völlig kernfreie Subcuticula hatten, können wir es für die großen Oxyuren (*curvula* und *flagellum*) nur erschließen. Jedenfalls sehen wir diesen Zustand mit

kernhaltiger Subcuticula als sekundären an, als eine Folge der erheblichen Größe der Tiere.

Diese einfachen Verhältnisse gestalten sich etwas abweichend im Schwanz und Kopf.

Im Schwanz weicht der Verlauf der Längslinien und ihre gegenseitige Lage von den Verhältnissen im Rumpf ab, dabei werden die Längslinien gewöhnlich niedriger. Setzt sich die Muskulatur bis über den After in die äußerste Schwanzspitze fort, so bleibt jedoch naturgemäß der Unterschied von Subcuticula und Längsfeldern bestehen, und die Epidermiskerne finden sich nur in letzteren. Kommt aber dadurch, daß der Körper sich über den After noch in einen langen Fortsatz nach hinten auszieht, in den nur ein kurzes Ende die letzte Muskelzelle jedes Bandes sich noch hinein erstreckt, ein typischer muskelloser Schwanz zur Ausbildung, wie bei den Oxyuren, so gelangen hier natürlich alle Längslinien zur Verschmelzung. Die ja durch die Muskulatur allein bedingte Differenz zwischen Subcuticula und Längsfeldern findet sich hier natürlich nicht, und die Kerne liegen in der gleichartigen syncytialen Epidermis.

Wichtiger sind die Abänderungen der Kernverteilung im Vorderende.

Hier dringen ja alle Längslinien tiefer in das Innere des Wurmes ein und besonders die Medianlinien nehmen dabei relativ sehr an Umfang zu. Endlich verschmelzen alle Längslinien zu einem einheitlichen, den Oesophagus umscheidenden Gewebe. Daß dies letztere gleicher Substanz wie die Seiten- usw. Felder ist, wird durchgängig angenommen, aber z. B. Goldschmidt rechnet diese wie jene zum Mesoderm. Da uns jedoch der Nachweis gelungen ist, daß die Längslinien Teile der Epidermis sind, so dürfen wir die aus ihrer Verschmelzung hervorgegangene Gewebsscheide getrost auch als ectodermal auffassen. Ich verweise hier noch auf das bei *Ascaris mucronata* S. 570 Gesagte.

Übrigens habe ich den Eindruck gewonnen, daß diese stützend ins Innere entwickelten Teile der Epidermis bei den höheren Formen, z. B. den Ascariden, eine viel mächtigere Entwicklung zeigen, als bei den Oxyuren usw.

Die Beurteilung der Kernverhältnisse der Kopfgegend wird nun schon durch die reichliche Einlagerung von zum Nervensinnesapparat gehörigen Zellen und Kernen in das epidermale Gewebe wesentlich erschwert.

Immerhin ist unschwer zu erkennen, daß hier im Vorderende in allen Hauptlängslinien, also auch den medianen, Epidermiskerne stehen.

Außerdem aber fanden wir solche z. B. bei den Ascariden auch in dem inneren, den Oesophagus umgebenden Polster. Die Kernhaltigkeit der Medianlinien (von den Nuclei der Ganglienzellen usw. ist hier abgesehen) reicht von vorn nicht weit hinter den Nervenring zurück.

Bei der Larvenentwicklung sahen wir in die Ventrallinie sechs, in die Dorsallinie sieben bis acht (*Cucullanus*) Epidermiskerne eingehen. Demgegenüber fällt die geringe Zahl mediodorsaler und medioventraler Epidermiskerne beim Erwachsenen (z. B. Fischascariden) auf. Eine große Zahl solcher (*Oxyuris curvula*, Sclerostomen) ist natürlich leicht erklärlich aus Vermehrung der embryonal in diese Gegend gelangten Nuclei. Eine Verminderung erfordert eine Erklärung, die ich noch nicht zu geben imstande bin. In zwei Richtungen wird man, glaube ich, diese zu suchen haben.

Einmal wäre denkbar, daß ein Teil der ursprünglich medianen Kerne bzw. ihrer Descendenz in die Tiefe gerückt ist und aus ihnen die sämtlichen oder doch ein Teil der Kerne der innen den Oesophagus umgebenden Scheide geworden sind.

Dann aber könnten auch einige dieser Elemente in die Bildung des Lippengewebes eingegangen sein, so daß wir vielleicht in den Kolben-, Faser- usw. Zellen einen Teil der ursprünglichen großkernigen Epidermiszellen zu sehen hätten. Da der Kernbau der erwachsenen Zelle durchaus nicht immer dem der embryonalen entspricht, so können wir aus den Verhältnissen der ersteren auf die der letzteren nicht zurückschließen. Leider ist ja unsre Kenntnis vom Baue des embryonalen Kopfendes eine so geringe, daß es nicht möglich ist, daraus zu ersehen, welche der von Goldschmidt in seiner Arbeit über die Sinnesorgane von *Ascaris* (1903) aufgestellten Zellkategorien in dem kleinkernigen Material des Vorderendes bei der jungen Larve enthalten sind, also nicht auf die großen Zellen der Epidermis sich beziehen lassen, oder welche von letzteren bereits eine von den übrigen etwas abweichende Funktion und Bau im Dienste der speziellen Verhältnisse des Vorderendes haben mögen.

Hier liegt also noch ein beträchtliches und sicher nicht ganz einfach zu bearbeitendes Feld vor, doch hoffe ich, daß auch hier mit Hilfe der Konstanzerscheinung ein wesentlicher Schritt zur Klärung sich wird tun lassen. Da ich auf letztere an anderm Orte hoffe zurückkommen zu können, unterlasse ich hier eine Analyse derselben, obwohl ich empfinde, daß auch eine völlige vergleichende Erledigung der hier aufgeworfenen Fragen das Gesamte wesentlich abrunden würde.

Wir wiederholen also nochmals hier die Grundanschauung, daß die

Epidermiskerne sich typisch nur in den Längslinien finden, die Subcuticula aber ein kernloser Teil der in jenen gelegenen Elemente ist.

Wie Rauther sehr richtig bemerkt, drängt sich hier ohne weiteres der Vergleich mit den von Blochmann und seinen Schülern bei Trematoden und Cestoden gefundenen Verhältnissen auf, wo die Matrix der Cuticula auch kernlos erscheint, da die kernhaltigen Teile ihrer Zellen zwischen der Muskulatur in die Tiefe gerückt sind. Was dort einzeln und anscheinend regellos geschieht, vollzieht sich bei den Nematoden entsprechend ihrer Eutelie in geschlossenen Reihen und gesetzmäßiger Stellung. Sonst haben die Verhältnisse letzterer in denen von Trematoden und Cestoden, wie sie Zerneke und Bettendorff schildern (1895, 1897), ihr volles Ebenbild.

Übrigens weist schon Blochmann (1896) darauf hin, daß diese Verhältnisse auch sonst im Tierreich vorkommen, so z. B. bei *Hirudo* und von Jander (1897) auch am Tricladenpharynx gefunden wurden.

Nach dieser Übersicht des typischen Verhaltens wäre noch einiges Detail zu bringen.

Der wichtigste Teil der Epidermis sind, wie wir sahen, die Seitenfelder, da in ihnen die Zellkörper der Epidermiszellen gelegen sind. Wir sahen nun schon, daß diese dort beim Embryo und der neu geborenen Larve in drei Längsreihen liegen, und daß wir auch bei sehr vielen erwachsenen Arten die Kerne in derselben Anordnung treffen. Auch auf dem Querschnitt sieht man deutlich bei den primitiven Formen »drei Zellen nebeneinander« und getrennt durch »doppelt konturierte Zellgrenzen«. Und doch können wir hier eigentlich nicht von drei Zellreihen, drei Zellen im Querschnitt, Zellgrenzen sprechen, denn in jeder Reihe sind die Zellen zu einem Syncytium zusammengeflossen. Es ist mir wenigstens auf Flächenpräparaten so wenig wie auf Längsschnitten gelungen, Zellgrenzen innerhalb der einzelnen Teile der Seitenfelder aufzufinden. Dagegen bleiben diese drei Teile unter sich meist deutlich getrennt. So können wir also sagen: das Seitenfeld besteht aus drei syncytialen Strängen, die im einfachen Fall je eine Längsreihe von Kernen einschließen.

Von diesen drei Strängen, die von ventral nach dorsal aufeinander lagern, sind der oberste und unterste stets einander völlig gleich, der mittlere dagegen, der genau unter der sehr häufig durch Flügel und andre Bildungen ausgezeichneten Seitenlinie der Cuticula liegt, geht in seiner Ausbildung einen besonderen Weg.

Schon bei unsern embryologischen Studien fanden wir Differenzen im Verhalten der Zellreihen und schon hier Gleichartigkeit der dorsalen

und ventralen. So ist bei *Cucullanus* der Kern der mittleren Reihe stets hart an die äußere Oberfläche der Cuticula gedrängt, während die andern beiden meist mehr einwärts stehen, vgl. Fig. 25 u. 26, und denselben Unterschied fanden wir beim erwachsenen Parasiten wieder. Bei *Nematoxys* war es außerdem, vgl. Fig. 52—62, eine schon auf sehr jungen Stadien wahrnehmbar überragende Größe der Lateralreihennuclei, die sie vor den Kernen der paarigen Reihen auszeichnete. Auch dies Verhalten treffen wir noch bei dem geschlechtsreifen Wurm. Bei *Rhabdonema*, wo wir letztere Differenz bei der Larve in gleichem Sinne finden, ist sie beim Erwachsenen in das umgekehrte Verhältnis übergegangen.

Zeigen uns diese Beobachtungen die schon in der Embryonalentwicklung hervortretende Verschiedenheit der mittleren Zellreihe (bzw. Syncytium) von den paarigen, so spricht sich dieselbe beim erwachsenen Wurm häufig noch in mannigfacher andrer Weise aus. Eine so große Übereinstimmung aller drei Reihen wie bei *Mermis*, wo nur die Form des mittleren Teiles von der der seitlichen abweicht, ist eine Seltenheit.

Fast stets unterscheidet sich sonst der Mittelteil von den äußeren durch die Kernzahl, welche wohl immer geringer ist, als die der letzteren, meist auch durch die Kerngröße, wobei allerdings bald die eine, bald die andre Partei das Mehr leistet. So sind die Kerne der Lateralreihe (entsprechend dem obenerwähnten Verhalten mancher Larven) die größeren bei den Oxyuren, Sclerostomen, *Strongylus auricularis*, bei *Heterakis vesicularis*, *Nematoxys*, *Pseudalius tumidus*, *Filaria papillosa* u. a., während *Rhabdonema*, *Cucullanus*, Fischascariden, *Strongylus nodularis* u. a. sehr deutlich das umgekehrte Verhalten zeigen. Ferner finden sich Unterschiede in der Kernform und Struktur, wobei meist der Kern des Mittelstranges entsprechend dessen oft nur schmalem Bau eine erhebliche Streckung in der Längsrichtung des Feldes erfahren hat (Fischascariden).

Damit sind wir schon zu den beträchtlichsten Unterschieden beider Bauteile der Seitenfelder gelangt, der Form und dem Bau ihrer Plasmakörper. Von diesen gilt, daß die äußeren Teile wohl immer weit stärker entwickelt sind als der mittlere. Das fällt besonders bei den Ascariden der Warmblüter auf, doch auch bei *Sclerostoma* und andern Gattungen.

In solchen Fällen starker Entwicklung des Dorsal- und Ventralstranges und rudimentärer Ausbildung der Lateralreihe sahen wir dann auch wohl (*Sclerostoma*) die ersteren einwärts von der letzteren sich bis zur Verschmelzung berühren, so daß sie ein einheitliches Syncytium miteinander bilden, dem der Lateralstrang eingelagert ist.

Das versteht sich leicht bei der völlig gleichartigen Beschaffenheit der paarigen Stränge untereinander.

Ob diesem verschiedenartigen geweblichen Verhalten auch eine verschiedene physiologische Leistung der drei Stränge entspricht? Das scheint so. Ist es doch in der Regel der Lateralstrang, dem die Excretionsröhre eingelagert ist und der zu ihr in einer mehr oder weniger nahen Beziehung steht. Auffallend ist nur, daß ich bei *Ichthyonema globiceps* diesen mittleren Teil des Seitenfeldes oder ein Homologon nicht gefunden habe. Bei Ichthyonemen hat nun auch Jägerskiöld den gewöhnlichen Excretionsapparat vermißt. Immerhin will mir scheinen, daß die bisherigen Beobachtungen so enge Beziehungen zwischen Seitenfeld und Excretionsapparat anzunehmen kaum erlauben. Bei gründlicher Untersuchung und reichlichem Material wird man den Lateralstrang vielleicht auch hier auffinden. Prinzipiell entscheidend würde ja schon der Befund bei *sanguineum* sein, das mir nach der Literatur als die für diese Untersuchung bei weitem günstigere Form erscheinen will.

Außerdem scheint der Mittelstrang in der Regel auch für den Aufbau der Cuticula von Bedeutung zu sein, die unter ihm sehr häufig nicht nur die bekannten flügelartigen Verstärkungen (manche Ascariden, Oxyuren usw.) zeigt, sondern auch kanalartige Differenzierungen, sowie anscheinend auch solche der feineren Struktur und des Verhaltens zu den Farbstoffen (*Filaria papillosa* u. a.).

Übrigens ist die Beziehung dieser Reihe zur Cuticula auch noch darin schwankend, daß sie der letzteren bald breit anliegt (*Filaria papillosa*, Ascariden u. a.), bald sich mehr oder weniger von ihr zu emanzipieren scheint und sich so stark in das Innere des Wurmes entwickelt, daß sie wohl nur mit einer feinen Kante die Cuticula noch erreicht (*Oxyuris flagellum*).

Bei weitem den wesentlichsten Anteil am Aufbau der Cuticula nehmen wohl Dorsal- und Ventralfeld. Darin muß ich der Anschauung Goldschmidts (1903) entgegentreten, der in dem mittleren Teil allein Beziehungen zur Subcuticula erkennen will. Vielmehr finde ich, daß es gerade das Gewebe der paarigen Stränge ist, das ohne Unterschied in das der Subcuticula übergeht, wie recht häufig oben im tatsächlichen Teil erwähnt wurde. Daß auch die Mittelstränge der Cuticula breit anlagern können, sahen wir soeben, anderseits aber auch, wie gering oft ihre Beziehung zu letzterer ist. Dagegen liegen die paarigen Teile ihrerseits stets breit der Cuticula an. Somit finden wir noch dieselben Verhältnisse wie bei der Larve, wo ja auch die Subcuticula sich als

Teile der Dorsal- und Ventralreihe darstellt, vgl. Textfig. *z* S. 542. Aus diesem embryonalen Verhalten ist das definitive, wie wir sahen dadurch entstanden, daß die hintereinander gelegenen Zellen syncytial sich verbanden. Denken wir uns dies in Textfig. *i*, Bd. LXXXVI, S. 28 ausgeführt, so wird die ganze Subcuticula des Rückens mit dem rechten und linken Dorsalstrang des Seitenfeldes ein einheitliches Syncytium darstellen.

Ein gleiches würde auf der Bauchseite nicht zustande kommen, da dieselbe ja von zwei Zellreihen gebildet ist, wenn man nicht annimmt, daß auch diese unter der Bauchlinie zu einem einheitlichen Syncytium verschmelzen. Das muß man wohl, da eine deutliche Grenzlinie medioventral nicht zu finden ist. So besteht also die Epidermis im wesentlichen aus einem dorsalen und einem ventralen Syncytium, die in den Seitenlinien durch die schmalen Lateralstränge der Seitenfelder getrennt werden.

Daß sich diese beiden Syncytien einwärts von Mittelteilen der Seitenfelder vereinigen können, so daß sie zusammen eine syncytiale Einheit bilden, wurde bereits erwähnt. Immer bleibt aber dann nahe der Cuticula der Seitenstrang ihnen, sie (wenigstens teilweise) trennend eingelagert.

Dieser Aufbau der Epidermis aus zwei (einem ventralen und einem dorsalen) in den Seitenfeldern zusammengefügten Syncytien, deren jedes aus hintereinander gereihten Zellen entstanden ist, erklärt leicht die so lange schon beschriebenen Verhältnisse der Ringelung der Cuticula. Bei sehr vielen, vielleicht allen Nematoden ist die Cuticula geringelt, d. h. genauer, sie setzt sich zusammen aus einer ventralen und einer dorsalen Folge von Halbringen (Ascariden, Oxyuren usw.). Jeder dieser Halbringe ist im allgemeinen ungefähr gleich breit, in den Seitenlinien sind nun diese beiden aus einander folgenden Ringen zusammengesetzten Hälften der Cuticula aneinander gefügt, jedoch so, daß dorsale Ringe und Ringgrenzen und ventrale ganz unregelmäßig aufeinander treffen, also sich nur durch Zufall hier und da ein ventraler und ein dorsaler Halbring zu einem ganzen Ring zusammenfügen.

In diesen Verhältnissen spiegelt sich also der von uns klargelegte Aufbau der Epidermis deutlich wieder. Man sieht auch, daß die Beteiligung der Mittelreihe an der Cuticularbildung keine erhebliche ist.

Nur bei *Rhabdonema* dürfte dies anders sein, da ich hier, ebenso wie die Halbringe untereinander abgegrenzt waren, auch unter der Lateralreihe viereckige Cuticulastücke abgegrenzt fand. Hier liegt auch der Mittelteil des Seitenfeldes der Cuticula sehr breit an.

Kurz erwähnt mag hier noch werden, daß sich Differenzierungen besonders in den paarigen Strängen finden. Die häufigste ist wohl die, daß ihr der Cuticula anliegender Teil einen dichten Bau zeigt, der dann mehr oder weniger plötzlich in locker gebautes Gewebe des inneren Teiles übergeht. Liegt im Seitenfeld nur eine Kernreihe, so ist ein Irrtum über die Deutung dieser Verhältnisse nicht gut möglich. Bei vorhandener Vielkernigkeit haben selbst geringe gewebliche Differenzen eigenartige Deutungen erfahren.

Übrigens können sich auch in den basalen Teilen locker gebaute (z. B. bei *Pseudalius* faserige) Stränge in den paarigen Teilen der Seitenfelder differenzieren.

Von diesem einfachen Bautypus zeigen nun einige Formen Abänderungen, die die paarigen Teile der Seitenfelder am bedeutendsten modifizieren.

Die wichtigste Besonderheit scheint mir in dem Auftreten von zweierlei völlig verschiedenen geweblichen Elementen in den paarigen Strängen gegeben zu sein, von denen nur die einen syncytial verschmelzend die Rolle der gewöhnlich in diesem Strange vorhandenen Gewebsteile mit deren Beziehung zu Subcuticula und Cuticula übernehmen, während die andern zellig gesondert bleiben.

Wir trafen diese letzteren, bei der Mehrzahl der Species also nicht vorhandenen Elemente, dicht aneinander gereiht bei *Rhabdonema* und wiesen dort auf ähnliche Bildungen hin, die von andern Autoren bei verschiedenen Formen gefunden wurden und von Jägerskiöld als Drüsen, von Zur Strassen als Sinneszellen gedeutet wurden. Ich möchte hier eine weitere Besprechung der Sache, als sie oben bei *Rhabdonema* steht, nicht einfügen, da mir günstige Untersuchungsobjekte fehlten und da die Sache von Jägerskiöld mit vergleichender Heranziehung vieler Literaturangaben gründlich erörtert ist. Ich entscheide mich also einstweilen für keine Partei, muß aber sagen, daß die fraglichen Zellen besonders bei *Rhabdonema* mit den Elementen des sonstigen Nerven- und Sinnesapparates der Nematoden nicht die mindeste Ähnlichkeit haben.

Was uns hier interessiert, ist folgendes. Entwicklungsgeschichtlich müssen diese Elemente als Differenzierungen der Lateralreihen angesehen werden, da sie sich beim Embryo von *Rhabdonema* und *Nematoxys*, wo vielleicht ähnlich zu deutende Verhältnisse beim Erwachsenen vorliegen, nicht besonders anlegen, also erst später sich auszubilden scheinen. Sie finden sich offenbar nur so weit als die Dorsal- und Ventralzellreihe in den Seitenfeldern liegt.

Es fällt nun auf, daß sich diese Komplikation bei sehr verschiedenen Nematoden findet, so daß es nicht wohl angängig scheint, sie als eigenartige Erwerbung einer ursprünglich einheitlichen, vom Hauptstamm abgezweigten Gruppe aufzufassen. *Rhabdonema*, meromyar mit seinem eigenartigen Entwicklungscyclus, die freilebenden polymyaren *Cylicolaimus* usw., *Anthraconema*, endlich die in so mancher Beziehung von den übrigen Nematoden divergierenden Trichotracheliden sind so verschiedenartig, daß sie sich den übrigen Formen gegenüber nicht als eine einheitliche Gruppe zusammenfassen lassen.

Somit erscheint plausibler, daß diese reichere Gliederung der Epidermis ein ursprünglicher Besitz der Nematoden gewesen sein mag, der jedoch der großen Menge der Zweige verloren gegangen ist.

Die zweite Veränderung, die an den Seitenfeldern Platz greift, sind Vorgänge der Kernvermehrung. Sie sind in den paarigen Teilen besonders ausgesprochen.

Während die Ganglienzellen, die Zellen des Oesophagus und des Enddarmes, bei manchen Species auch die Muskulatur von der Embryonalzeit ab anscheinend durchs ganze Leben unvermehrt bleiben, habe ich stets im Dorsal- und Ventralstrang der Seitenfelder erwachsener Nematoden die Kerne sehr vermehrt gefunden. Dabei bleibt jedoch häufig insoweit das embryonale Anordnungsprinzip erhalten, als die Kerne der paarigen Teile je eine, wenn auch dichte Reihe bilden. Diesen Zustand möchte ich als den ersten Grad der Kernvermehrung bezeichnen. Wir trafen ihn bei *Rhabditis teres*, *Strongylus auricularis*, *Oxyuris vermicularis*, *flagellum*, *Diesingi*, *Anchylostoma duodenale*, *Rhabdonema nigrovenosum*, *Cucullanus elegans*, *Heterakis vesicularis*, *Ascaris uranoscopi*, *ferox*, *Strongylus filaria*, *paradoxus*, *Pseudalius tumidus*, *Strongylus convolutus*, *Plectus parietinus*; *crenosoma* und *Mermis*, sowie andern Formen. Auch die Fälle der Fischascariden, wie *Ascaris clavata*, in deren Seitenfeldern die im Prinzip einreihig gestellten Kerne sich so drängen, daß manchmal zwei der großen unregelmäßigen Gebilde derselben Dorsal- oder Ventralreihe mit den einander zugewandten Enden nebeneinander zu liegen kommen, ja selbst zwei kleinere Kerne völlig auf gleicher Höhe liegen, möchte ich hierher rechnen.

Ob man dies auch noch bei der Dorsal- und Ventralkernreihe von *Pseudalius minor* und *convolutus* kann, erscheint mir etwas fraglich. Wenn hier auch in der Regel aus jeder der genannten Reihen nur ein Kern im Querschnitt erscheint, so stehen sie in ihrem Feld doch in einer sehr unregelmäßigen Reihe, und hin und wieder erscheint innen mitten

zwischen beiden ein Kern, dessen Stellung eben in dem schon mehrfach erwähnten Zusammenfließen der paarigen Stränge einwärts von den Mittelsträngen seine Erklärung findet.

Diese Fälle bilden den Übergang zur Kernvermehrung zweiten Grades, bei dem die Kerne nicht mehr eine Reihe bilden, sondern gewissermaßen eine mehr oder weniger breite, aber unregelmäßige Kolonne. Übrigens weichen sie auch von dieser Anordnung insofern häufig ab, als einzelne mehr oder weniger aus der Kolonne nach innen drängen. Solche Verhältnisse treffen wir bei *Oxyuris ambigua*, Sclerostomen, *Filaria*, *Agamonema*.

Einen dritten Grad möchte ich endlich für die Formen annehmen, wo unter Ausbildung von Kernhaufen es zur höchsten Vermehrung, aber auch Verkleinerung der Nuclei und einer völligen Durchsetzung der Subcuticula mit ihnen kommt. Solche Verhältnisse zeigen *Oxyuris curvula*, *mastigodes*, *Ascaris mystax*, *lumbricoides* und *megalocephala*. Wie sich die andern Ascariden der Warmblüter verhalten, ist leider nicht genau bekannt.

Der durch die Vermehrung dritten Grades entstandene Zustand ist es besonders, der zu eigenartigen Deutungen geführt hat. Die Anschauung K. C. Schneiders, daß das kernhaltige Gewebe der Subcuticula und Seitenfelder, besonders deren paarige Teile, mesodermal und nur die faserigen Differenzierungen ectodermale Reste seien, wird noch origineller durch ihre Begründung, indem für das erste die Beziehung der Subcuticula und Seitenfelder zum Nervensystem, für das zweite die Beziehung der Fibrillen zur Cuticula sprechen sollen. Das Ganze wird ferner gestützt mit Zur Strassens Anschauung vom Untergang der Epidermiszellen bei der Bildung der Cuticula. Letztere hat sich nun nicht bestätigt. Aber auch abgesehen davon, könnten beide Argumente, scheint mir, nur im umgekehrten Sinne in Anwendung kommen. Die Stützelemente des Nervensystems pflegen meines Wissens ectodermal zu sein, und dies System findet sich nicht eben selten noch ganz dem Ectoderm eingelagert (Enteropneusten, Chaetognaten), ein Zustand, den die phylogenetische Betrachtung stets als ursprünglich vorausgesetzt hat (vgl. Cölenteraten). Nehmen wir jedoch an, daß die Epidermis bei der Bildung der larvalen Cuticula zugrunde ging, Längslinien und Subcuticula also mesodermal seien, so können alle bei späteren Häutungen erzeugten, endlich also auch die definitive Cuticula, nur dem Mesoderm ihren Ursprung danken, und Beziehungen zur Cuticula nur auf den gleichen mesodermalen Charakter hinweisen. Also zwei Argumente höchst sonderbarer Art.

Auch GOLDSCHMIDTS Ansichten können wir nicht teilen, der außer den Kernen des Mittelstranges auch nur die basal in den seitlichen Teilen nahe der Cuticula gelegenen Kerne als ectodermal ansieht, aus dem übrigen Gewebe des Dorsal- und Ventralstranges jedoch noch eine Reihe verschiedener Abteilungen macht. Schon daß die Elemente der paarigen Stränge viel enger zusammenhängen und unter sich viel ähnlicher sind als denen des Mittelteiles, macht hier stutzig. Vor allem aber ist es der Vergleich mit den verwandten Formen, der entscheidet. Ferner aber ist zu beachten, daß gerade die Versorgung der Subcuticula mit Kernen die großen Anforderungen an die Kernvermehrung stellt, die zur Ausbildung der Kernhäufchen führt, so daß wir das eine nie ohne das andre gefunden haben. Daher kann man nicht wohl die Kernhaufen und die Nuclei der Subcuticula verschiedenen Keimblättern zuweisen.

Übrigens muß man von den Epidermisverhältnissen einer neugeborenen *Ascaris*-Larve von *megalocephala* oder *lumbricoides* annehmen, daß sie denen der übrigen Nematodenlarven von gleichem Alter völlig entsprechen. Stimmt doch die Entwicklung der genannten Arten im ganzen Aufbau des Zellmosaiks Zelle für Zelle mit den von uns studierten Arten überein bis in Stadien, wie sie H. MÜLLER beobachtete, wo sich die Kerne der ursprünglich sechs, später fünf dorsalen Zellreihen mehr und mehr als je drei Längsreihen von Kernen in die Seitengegend ziehen. Diesem Verhalten der Epidermis bei der jungen *Ascaris*-Larve, das wir mit großer Wahrscheinlichkeit erschließen können, steht dann das Verhalten junger Tiere, z. B. bei *Ascaris mystax*, die sonst viel Übereinstimmung mit *megalocephala* zeigt, noch nahe, während sich erst das erwachsene Tier weiter von der ursprünglichen Kernverteilung entfernt. Auch bei den als *Agamonema* bezeichneten *Ascaris*-Larven, die sich doch vielleicht später zu à la *megalocephala* gebauten oder dieser sehr nahe stehenden Formen entwickeln, sind all die bei *megalocephala* beschriebenen Differenzierungen noch nicht zu beobachten, vielmehr stehen auch sie im Bau der neugeborenen Larve näher. So ergibt die Entwicklungsgeschichte dieselbe Reihe wie die vergleichende Anatomie.

Wir sehen also in den Kernhaufen, dem verschiedenen Aussehen dieser sich rasch vermehrenden Nuclei und der Bevölkerung der ganzen Subcuticula mit ihnen nur sekundäre Erscheinungen geringer morphologischer Bedeutung. Jedenfalls ist sie viel leichter erklärlich und weniger wichtig, als das oben geschilderte Auftreten von Drüsen- (bzw. Sinnes-) Zellen. Das erhellt schon daraus, daß die sämtlichen Grade

der Kernvermehrung im Dorsal- und Ventralsyncytium innerhalb derselben wohl umschriebenen Gattung nebeneinander vorkommen (*Oxyuris*, und auch bei *Ascaris* wenigstens die Extreme: *ferox c/a lumbricoides* oder, wenn man glaubt, daß Cobbs *Ascaris bulbosa* wirklich ausgewachsen waren, alle drei Grade). Dabei erscheint die Größe von erheblichem Einfluß auf den Grad der Kernvermehrung, so daß es im wesentlichen das Bedürfnis der größeren Epidermis nach mehr Kernoberfläche zu sein scheint, das zur Vermehrung der Nuclei, ja im extremen Falle zur Verteilung derselben in der Subcuticula führt.

Allerdings richtet sich der Grad der Kernvermehrung nicht genau nach der Größe. Selbst innerhalb einer und derselben Gattung geht beides nicht ganz parallel (*Oxyuris flagellum* 1°, *ambigua* 2°).

Dem Grade der Kernvermehrung im dorsalen und ventralen Syncytium kommt also keine systematische Bedeutung zu.

Im Mittelstrang geht die Kernvermehrung nie über eine solche ersten Grades hinaus. Dagegen scheint es Formen zu geben, bei denen, wenn nicht alle, so doch eine Anzahl der Kerne dieses Teiles sich nach der Embryonalzeit nicht mehr vermehren. Solche Würmer sind die Oxyuren, Sclerostomen, auch wohl *Strongylus auricularis* und *Nematoxys ornatus*. Bei manchen Arten habe ich diese Verhältnisse nicht klargelegt. Die Kernvermehrung in diesem Strange liegt dagegen vor bei den meisten Polymyariern: *Cucullanus*, *Ascaris*, Lungenstrongyliden usw., doch bleibt dieselbe, wie gesagt, stets ersten Grades. Auch dann bleibt sie hinter der Kernvermehrung der paarigen Stränge zurück, meist etwa um die Hälfte oder ein Drittel.

Ausnahme hiervon machen von den mir in diesem Punkt bekannten Nematoden nur *Mermis* und, wenn man die Drüsenzellen in den paarigen Strängen nicht mitrechnet, *Rhabdonema*.

Daß die Kernvermehrung hier im Mittelteil keinen höheren Grad erreicht, erklärt sich leicht aus unsrer Beobachtung, daß die Beteiligung dieses Stranges an der Körperdeckung sehr gering ist, also auch an seine Kerne mit dem Wachstum des Körpers nicht so gewaltige Anforderungen gestellt werden. Ja man kann darauf hinweisen, daß, wo bei großen Arten *Oxyuris flagellum*, *curvula*, *mastigodes*, Sclerostomen nicht einmal eine Vermehrung ersten Grades eingetreten ist, wir die Beziehungen der Lateralreihe zur Cuticula minimal fanden. Umgekehrt scheint der sehr kernreiche Mittelstrang von *Rhabdonema* an der Cuticulabildung besonders stark beteiligt.

In der Regel lassen nun, stets wo die Vermehrung ersten Grades nicht eingetreten ist, die Kerne der Lateralstränge rechts und links

deutlich symmetrische Stellung erkennen. Darauf haben wir im tatsächlichen Teil schon hingewiesen.

Da sich so die Kernverhältnisse des Mittelstranges als weit konstanter ausweisen als die der paarigen Teile des Seitenfeldes, wird ihnen eine systematische Bedeutung sich nicht wohl absprechen lassen.

Im ganzen kann man also sagen, das Resultat ist das umgekehrte von dem, was die meisten Forscher vermutet, die es mit dem Alter der Tiere entschuldigen, wenn sie in der Subcuticula keine Kerne fanden. Nein, wenn Kerne in der Subcuticula sich finden, so haben wir es mit alten Tieren zu tun, bei den Embryonen und ganz jungen Tieren fehlen sie dort, und so bleibt es bei den meisten Arten, bis auf wenige Ausnahmen, bei denen im Alter Kerne in die Subcuticula einwandern.

Moral: Es ist notwendig, sich durch Vergleich der einzelnen Species und der Entwicklung über den Grundtypus einer Gruppe genau zu informieren, ehe man versucht, die Verhältnisse einer Art auf die bei Arten aus andern Gruppen zu beziehen und aus diesen zu deuten.

Ich möchte nun nicht unterlassen, an dieser Stelle einiges über die Systematik der Nematoden zu sagen.

Sehen wir z. B. die von Hertwig in seinem Lehrbuch gebildeten Gruppen an, so finden wir hier zum Teil sehr heterogene Elemente zusammengestellt. Ich will nicht auf die Stellung der Gattung *Rhabdonema* zu den freilebenden Formen und das Verhalten dieser untereinander eingehen, sondern nur darauf hinweisen, daß in der Familie der Ascariden *Ascaris* mit *Oxyuris* vereinigt werden, in der der Strongyliden *Eustrongylus gigas* mit *Strongylus filaria*, *Sclerostomum* und *Anchylostoma*. Letztere Bildung einer Gruppe der Strongyliden, entsprechend etwa dem Schneiderschen Genus *Strongylus*, ist anscheinend noch sehr beliebt und ist es auch, wogegen ich hier in erster Linie Front machen möchte.

Ein durchgehendes Prinzip erscheint in der Hertwigschen Einteilung nicht, bald sind es Größe und Lebensweise (Anguilluliden), bald Spicula und Bursa, bald (Filariden) der gesamte äußere Habitus, der die Gruppen zusammenhalten soll.

Systematischer ging Schneider vor, der die Beschaffenheit der Muskulatur seiner Einteilung zugrunde legte, und v. Linstow, der die Ausbildung der Seitenfelder als Hauptmerkmal nahm.

Gehen wir nun einmal die einzelnen Organsysteme durch, um sie auf ihre systematische Verwertbarkeit zu prüfen.

Da ist zunächst das Seitenfeld, d. h. der kernhaltige Teil der Epidermis. v. Linstow hat hier Formen mit breitem niedrigen, solchen mit schmalem, tief eindringenden Seitenfeld entgegengestellt. Dabei ging er von der Anschauung aus, daß das Seitenfeld bei vielen Formen an der Ernährung beteiligt sei. Wenn nun auch stets hinten im Tierkörper das Seitenfeld wesentlich flacher ist als im Vorderende, dort auch in der Regel breiter, hier schmäler, so sind doch sicher Unterschiede deutlich vorhanden, wenn man homologe Teile verschiedener Species vergleicht. Immerhin finden sich innerhalb derselben Gattung beträchtliche Unterschiede. So ist bei *Oxyuris curvula* das Seitenfeld relativ viel breiter als bei *vermicularis*, und das gleiche gilt zwischen *Ascaris mucronata* und *megalocephala*.

Wenn wir in den Seitenfeldern nur von den Muskelbändern ausgeschnittene Teile der Epidermis sehen, so ist klar, daß ihre Ausbildung von der der Muskulatur abhängen wird. Ist letztere sehr kräftig, so wird sie die Längslinien schmal zusammendrängen, dieselben werden also nur Platz haben, sich in die Tiefe auszudehnen: *Ascaris mystax, Agamonema, Pseudalius minor, Heterakis vesicularis.* Ist die Muskulatur gering entwickelt, so bleibt den kernhaltigen Epidermisteilen ein breiter Platz, und sie haben entsprechend keinen Grund, sich ins Innere einzuwulsten. Das Seitenfeld ist breit und flach (*Oxyuris curvula, Ascaris mucronata, Pseudalius tumidus*). Über den systematischen Wert der verschiedenen Muskelausbildung siehe unten.

Wie die einzelnen im feineren Bau der Seitenfelder hervortretenden Differenzen zu werten sind, haben wir bei jenen ja schon besprochen und brauchen wir hier daher nur zu rekapitulieren.

Systematisch bedeutsam erscheint das Vorkommen von Drüsenzellen im Seitenfeld, relativ unwichtig die Kernverteilung und -zahl in den paarigen Strängen, wenn sie auch in kleinsten Gruppen mit andern Merkmalen zusammen vielleicht verwertbar ist. Die Kernvermehrung der Mittelteile erscheint dagegen entschieden von Bedeutung, wenn auch vielleicht nur in mäßigem Grade.

Die Merkmale, die der Darmkanal abgibt, zu beurteilen, bin ich nicht ganz kompetent. Der Oesophagus scheint im allgemeinen bei den Nematoden recht gleichartig gebaut, und mir liegen hier selbst zuwenig vergleichende Beobachtungen vor. Immerhin will mir die Absetzung des Bulbus vom Oesophagus durch ein langes, schmächtiges Zwischenstück als recht charakteristisch und vielleicht bedeutungsvoll erscheinen.

Die Form des Mundeinganges ist wohl verschieden zu bemessen. Die Lippenbildung, die wohl mit den Sinnesorganen der Mundgegend

in gewissem Grade zusammenhängt, aber auch wohl sicher als ein Hilfsapparat der Nahrungsaufnahme anzusehen ist, findet sich schon bei den niedersten Gattungen der freilebenden Nematoden. Hier und dann in vielen Gattungen der Parasiten finden sich alle Stufen der Rückbildung und Umbildung bis zum gänzlichen Schwund. Da wir die maßgebende Grundlage der verschiedenen Ausbildungsmöglichkeiten und Arten in den sechs, zu vier und zwei unter sich gleichen Sinnesorganen sehen, die Einzelheiten des Grades und der Ausbildung aber von den öcologischen Verhältnissen für abhängig halten, werden wir ihnen keine allzu hohe Bedeutung beimessen.

Dazu kommt, daß wohl nicht sicher zu sagen ist, ob die Ausgangsform der Nematoden Lippen gehabt haben mag oder nicht. Im ersteren Falle könnten wir es mit regressiven Reihen der Lippenausbildung, im letzteren mit progressiven und regressiven zu tun haben. Daß hier leicht konvergente Entwicklung vorliegen kann, geht daraus hervor, daß naturgemäß die durch ähnliche Lebensbedingungen bei verschiedenen Formen hervorgerufenen nur in der allgemeinsten Tendenz ähnlichen Umbildungen des Mundendes durch die wohl überall gleichartige Anordnung der Sinnesorgane und dreiteiligen Bau des Oesophagus ganz bestimmte Entwicklungsbahnen gedrängt werden, von denen vielleicht wenige nur möglich, eine die aus der Zusammenwirkung der genannten Einflüsse am leichtesten sich ergebende ist. Dadurch würde es dann zur konvergenten polyphyletischen Ausbildung sehr ähnlicher Lippen kommen.

Dagegen erscheint bei den wesentlich spezieller angepaßten Mundbildungen, wie z. B. *Cucullanus*, Sclerostomen, die auch den bestimmenden Einfluß des Oesophagusbaues und der Sinnespapillen nicht an der Stirn tragen, eine polyphyletische Entstehung nicht wahrscheinlich, und ihre systematische Bedeutung ist daher wohl nicht zu verkennen. Übrigens soll natürlich nicht gesagt sein, daß die gleichartige Ausbildung der Lippen nicht mit andern Merkmalen zusammen zur natürlichen Charakteristik einer Gruppe wohl beitragen kann.

Wie weit die eigenartigen Blinddarmbildungen, die Jägerskiöld von Ascariden beschrieb, allgemeiner vorkommen, kann ich nicht beurteilen. Daß sich bei *Rhabdonema*-Embryonen in der Anordnung der Mitteldarmzellreihen zum Ende des Oesophagus eine interessante Analogie findet, mag hier kurz erwähnt werden.

Beim Mitteldarm fällt auf, daß einzelne Nematoden sich aus dem Embryonalleben den einfachen Aufbau dieses Organs aus zwei Zellreihen

gewahrt haben. Dies Merkmal primitiven Baues dürfte systematisch verwertbar sein.

Über den Bau des Enddarmes und seiner Hilfsapparate sind unsre vergleichenden Kenntnisse zu gering, um systematische Verwertung zu gestatten.

Daß der Geschlechtsapparat des Weibchens teilweise paarig oder unpaar entwickelt sein kann, ist ein Unterschied, der dem Einfluß der jeweiligen Lebensbedingungen ziemlich entzogen zu sein scheint, also daß man in ihm ein stabiles und systematisch brauchbares Merkmal erwarten dürfte. Dem entsprechen aber die Verhältnisse in Wirklichkeit kaum, da dieser Charakter innerhalb gut umgrenzter Gruppen zu schwanken scheint.

Das Vorhandensein eines oder zweier gleicher oder ungleicher Spicula ist, scheint mir, mit Recht stets als gutes systematisches Charakteristicum gewürdigt.

Dagegen dürfte das Vorhandensein einer Bursa beim ♂ zwar wichtig, aber doch in seiner Bedeutung häufig überschätzt sein. Ein solcher Hilfsapparat zur Begattung mag den Urnematoden geeignet haben oder nicht, jedenfalls findet er sich in sonst recht verschiedenen Gruppen, *Rhabditis*, *Sclerostoma*, *Pseudalius* zum Teil. Völlig unbedeutend erscheint es natürlich, ob die Bursa die Schwanzspitze überragt oder von ihr umschlossen wird. So kommt im Genus *Rhabditis* beides nebeneinander vor.

Im Bau der Muskulatur hat hingegen, unsrer Meinung nach mit Recht, Schneider ein wichtiges Merkmal für die Klassifizierung gesehen. In den Holomyariern hat er allerdings eine nicht existenzberechtigte Gruppe aufgestellt, wie Bütschli 1873 schon zeigte. Wohl alle dort zusammengefaßten Gattungen haben sich inzwischen als hochgradig polymyar erwiesen. Da aber der meromyare Muskelbau der aller neugeborenen Nematodenlarven zu sein scheint, wird er, als primitiv, ein brauchbares Merkmal für die Systematik abgeben. Er bedingt auch die Ausbildung von acht Längslinien, so daß also in den acht Halbfeldern der Meromyaren-Muskulatur die Grundlage für die Muskelanordnung viel höher entwickelter Formen gegeben ist. An anderm Ort wies ich darauf hin, daß man die meromyare Muskelbildung nicht durch Reduktion und daher eventuell polyphyletisch entstanden denken kann, da die Rundwürmer, bei denen sie vorkommt, fast alle frei im Darm oder völlig frei leben. Eine Reduktion der contractilen Substanz können wir nur bei eingekapselten oder in nicht stark durchströmten Organen ruhig liegenden Würmern erwarten. Hier

finden wir sie auch. Es ist jene reduziert cölomyare Muskulatur, auf die im tatsächlichen Teil mehrfach hingewiesen wurde.

Demgegenüber scheint eine mehrfache selbständige Entstehung des polymyaren Muskelbaues infolge der Anforderungen des Lebens leichter vorstellbar.

Wir sehen also in »poly- oder meromyar« einen für die Systematik brauchbaren Unterschied, nicht so in »cölo- oder platymyar«, da in letzterer Beziehung zwischen den Körpergegenden desselben Individuums große Differenzen vorkommen. (Die hintersten Muskelzellen von *Ascaris mucronata* sind platymyar.)

Über die Wertung der Excretionsdrüse und ihres Baues für systematische Zwecke sind sicher wieder andre kompetenter zu urteilen als ich.

Endlich möchte ich noch auf einen Punkt hinweisen, der sich wohl heranziehen läßt.

Da ist zunächst der histologische Charakter einer Gruppe. Auf seine Bedeutung, allerdings in morphogenetischer, nicht in systematischer Hinsicht, finde ich in Langs Trophocöltheorie hingewiesen. — Schöne Fälle von gleichartigem histologischen Charakter nahe zusammengehöriger Formen zeigt uns bei den Nematoden z. B. die Gattung *Pseudalius* mit ihren chromatinreichen Kernen ohne deutliche Nucleolen, gegenüber etwa *Cucullanus* mit seinen chromatinarmen, aber mit riesigem chromatischen Nucleolus versehenen Kernen. Diese Differenz trifft nicht nur mit Ausnahme des Nervensinnesapparates die Kerne fast aller Organsysteme beim erwachsenen Tier, sondern tritt schon beim jungen Embryo bereits während der Gastrulation deutlich hervor (vgl. Fig. 35 bis 49 [1907] mit Fig. 28—32 [1904]). Ob auch die eigenartige Kernbildung der Fischascariden bereits embryonal auftritt, habe ich leider nicht festgestellt.

Ein ähnliches Merkmal ist der stark syncytiale Charakter, der bei *Pseudalius* an manchen Organen auftritt, die sonst deutlich zellige Gliederung zeigen.

Wenn wir hiermit auch nicht glauben, große Gruppen aufstellen zu können, möchten wir doch auf den Punkt hinweisen.

Man wird vielleicht Aufbau des Systems auf Gründe, wie den histologischen Charakter usw., für unzweckmäßig halten, da er stets eine histologische, ohne Schnitte oft kaum ausführbare Untersuchung bedinge, wenn man einer Form ihre Stellung im System anweisen soll. Aber es ist eben etwas andres, das natürliche System einer Gruppe aufzusuchen, d. h. den phylogenetischen Beziehungen ihrer Artenkreise

nachzuspüren, etwas andres, eine Bestimmungstabelle ausarbeiten. Und nur zu der ersteren Arbeit möchten wir hier einen kleinen Versuch beitragen, wenn derselbe auch entsprechend unsrer geringen Kenntnis des großen Artenkreises nur eine Kritik zweier kleiner Gruppen versuchen soll und ich mich der Beteiligung am positiven Aufbau des Systems nicht unterfange. (Die Arbeiten von Stossich waren mir leider nicht zugänglich.)

Gegen die Gruppe der Strongyliden möchte ich mich zuerst wenden. Wenn auch die Bursa sicher ein gutes Merkmal der Zusammengehörigkeit ist, so wiesen wir doch schon oben darauf hin, daß man nicht wohl alles was Bursa hat zusammenstellen kann. Aus der Gattung *Strongylus* haben schon *Sclerostoma equinum*, die, soviel ich weiß, zuerst den Gattungsnamen *Strongylus* getragen hat und wohl als Typus dieser Gattung daher anzusehen wäre, und *Anchylostoma* eine generische Abtrennung von dem Rest der Gattung erfahren. Aber auch als Familie ist die Gruppe der Strongyliden, glaube ich, nichts wert, wenigstens in ihrer jetzigen Form.

Daß Schneider die zur vorliegenden Gattung vereinigten Formen nicht gut gekannt, geht schon aus der Mischung von Mero- und Polymyariern hervor. Sehen wir die bei ihm aufgeführten Species durch, so finden wir darunter zwei Gruppen: Parasiten mit Mundkapsel, die im Darm von Warmblütern frei schmarotzen und Parasiten ohne Mundkapsel, die in Knoten des Darmes, der Lunge usw. leben und meist dünn fadenförmig gestaltet sind. Zu diesen Unterschieden kommen bei den bisher histologisch näher untersuchten Formen auf der einen Seite (*Sclerostomum equinum*, *Anchylostoma*) primitiver meromyarer Muskelbau, Cervicaldrüsen, keine oder geringe Zellvermehrung im Mittelstrang des Seitenfeldes. Auf der andern Seite (*Strongylus paradoxus*, *filaria*) hochgradige polymyare, zum Teil reduziert cölomyare Muskulatur, reichliche Kernvermehrung im Mittelstrang. Auch sind mir Beobachtungen über Cervicaldrüsen nicht bekannt.

Es handelt sich also um höchst verschiedene Formen, die unter den parasitischen Nematoden weit auseinander gerückt werden müssen. Nach der Schneiderschen Beschreibung sind vermutlich *Sclerostoma*-ähnlich, also mit ihm usw. zur Familie der Sclerostomiden (wenn man nicht aus historischen Rücksichten diese Gruppe gerade Strongyliden nennen will) zu stellen: *equinus*, *armatus*, *tetracanthus*, vgl. auch die von Looss beschriebenen Formen, *hypostomus*, *cohaerens*, *galeatus*?, *dimidiatus*, *costatus*, *trigonocephalus*, *cernuus*, *radiatus*. *criniformis*, *duodenalis*, *tubaeformis*, *monostichus*. Ob die offenbar eng zusammen-

gehörigen *Strongylus dentatus, inflatus* und *venulosus* hierher zu stellen sind, ist mir zwar wahrscheinlich, aber nicht sicher.

Strongylus auricularis besitzt zwar keine Mundkapsel, ist jedoch meromyar und bezüglich des Mitteldarmes noch wesentlich primitiver als die Sclerostomen und Verwandten; diese Form möchte ich in die Familie der Rhabditiden stellen, umfaßt die Gattung *Rhabditis* doch bereits parasitische Formen.

Wie nahe nun der Rest der Formen zusammengehört, ist schwer zu sagen, da noch so viele histologisch ununtersucht sind. Daß die Lungenstrongyliden, wie *filaria, paradoxus* und andre gut zusammenpassen, will mir scheinen. Wie weit das Heer der sonst aus Knoten der Darmwand usw. beschriebenen Strongyliden sich ihnen anschließt, kann ich natürlich nicht beurteilen. *Strongylus nodularis* ließe sich, glaube ich, allenfalls mit *filaria* in einer Familie unterbringen, wenn auch der histologische Charakter recht different ist. Dagegen scheint mir der histologische Charakter, Gesamthabitus, Habitat, Muskelanordnung die Gattung *Pseudalius,* soweit sie überhaupt einheitlich bleiben wird, an die Seite der sich um *Strongylus filaria* gruppierenden Formen zu weisen. Ebenso könnten einer so gebildeten Familie vielleicht einzeln stehende Formen, wie *Coenosoma* usw., angeschlossen werden. Die Gründe (polymyare Muskulatur), die Schneider zur Abtrennung von *Eustrongylus* veranlaßten, verfangen insofern nicht, als sich dieser Autor in bezug auf zahlreiche *Strongylus*-Arten über die polymyare Natur getäuscht hat. Mit ihnen könnte wohl *Eustrongylus* ruhig wieder in der gleichen Familie vereinigt werden.

In zweiter Linie möchte ich über das Genus *Ascaris* einige Worte sagen. Hier ist es wieder ein eigentümlich scharf und gleichartig ausgeprägter histologischer Charakter, der Kernbau, der mit gleichartiger Struktur der Seitenfelder, gleichartigem Bau der Muskulatur und des Excretionsapparates und mit einem bereits von Schneider benutzten Merkmal dem Auftreten von Löffeln und Zwischenlippen zusammenfallend, eine Gruppe von einheitlichem Habitat (Knochenfische) charakterisiert. Da es mir jedoch bei Gruppen mit so unsicherer Systematik, wie die Nematoden es sind, praktisch scheint, möglichst große Gattungen zu erhalten, möchte ich nicht vorschlagen, diese wohl umschriebene Sippe von der Gattung *Ascaris* abzutrennen.

Interessant ist übrigens, daß *Ascaris rotundata,* die bezüglich des Excretionsorgans eine Zwischenstellung zwischen der beschriebenen Gruppe und denen um *Ascaris megalocephala* einnimmt, nach wenigen Abbildungen von Jägerskiöld auch im Bau der Seitenfelder von beiden

Gruppen verschieden, und daß diese Form ein Schmarotzer bei Selachiern ist. Auch dieser Fall würde wieder auf das Zusammengehen der phyletischen Entwicklung mancher Parasitengruppen mit ihren Wirtstieren hindeuten können.

Wenn mir nun auch scheint, daß die meromyare Muskelanordnung unter die wichtigsten Kriterien bei der Grundlegung eines Systems zu rechnen ist, so möchte ich, wie gesagt, doch keinen Versuch wagen, ein solches zu konstruieren. Abgesehen davon, daß es dazu Berufenere gibt, fehlen uns, meine ich, noch Antworten auf wichtige Fragen, ohne die das Gebäude nicht auf sicheren Grund gestellt werden kann. Dahin gehört entwicklungsgeschichtliche Studie über *Trichocephalus* usw., um zu wissen, ob diese Tiere auf denselben einfachen Grundtypus des Seitenfeldes zurückgehen, wie die meisten andern Nematoden, ferner eine weitere gründliche Bearbeitung der Drüsenfrage bei den freilebenden usw. Formen, besonders auch in der meromyaren Gattung *Rhabditis*. Endlich glaube ich, daß, wenn wir bei *Cylicolaimus* und ähnlichen außer den Drüsenzellen auch die typischen drei Stränge deutlich in Zellen gesondert sehen (vgl. Zur Strassen, Marion), hier uns ein so primitiver Zustand vorliegt, daß es wünschenswert wäre, über dessen Verbreitung Näheres zu erfahren.

Rostock, im März 1909.

Literaturverzeichnis.

1. Augstein, 1894, Strongylus filaria. Arch. Naturgesch. Bd. LX. I.
2. Bastian, 1866, On the Anatomy and Physiology of the Nematoids. Philosoph. Transact. Bd. CLVI.
3. — 1866b, Monograph of the Anguillulidae. Transact. Linn. Soc. London.
4. Bettendorff, 1897, Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Zool. Jahrb. Bd. X.
5. Blochmann, 1896, Die Epithelfrage der Cestoden und Trematoden. Hamburg.
6. Bütschli, 1871, Untersuchungen über die beiden Nematoden der Periplaneta. Diese Zeitschr. Bd. XXI.
7. — 1872, Beobachtungen über mehrere Parasiten. Arch. Naturgesch.
8. — 1873, Gibt es Holomyarier? Diese Zeitschr. Bd. XXIII.
9. — 1874, Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Abhandl. Senckenb. Naturf. Ges.
10. Camerano, 1889, Osservazioni intorno alla Struttura dell' Integumento di alcuni Nemathelminthi. Atti Accad. Torino. Bd. XXIV.

11. Cobb, 1888, Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden. Jenaische Zeitschr.
12. Condorelli-Francaviglia, 1895, Ricerche Zoologiche ed Anatomico Histologiche sulla Filaria labiata. Bol. Soc. Romana. Stud. Zool. Bd. IV.
13. De Man, 1884, Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der niederländischen Fauna. Leiden.
14. Galeb, 1878, Organisation et Développement des Oxyuridés. Arch. Zool. expér. Bd. VII.
15. Garbowski, Morphogenetische Studien.
16. Goldschmidt, 1903, Histologische Untersuchungen an Nematoden I. Zool. Jahrb. Bd. XVIII.
17. — 1906, Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz. Bd. XXIX.
18. Hamann, 1891, Zur Kenntnis des Baues der Nematoden. Sitzber. preuß. Akad. Berlin.
19. — 1892, Zur Entstehung des Excretionsorganes, der Seitenlinie und der Leibeshöhle der Nematoden. Centralbl. f. Bakt. Bd. XI.
20. — 1895, Die Nemathelminthen II. Die Nematoden.
21. Jägerskiöld, 1894, Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. Zool. Jahrb. Bd. VII.
22. — 1898, Über die büschelförmigen Organe bei den Ascariden. Centralbl. f. Bakt. Bd. XXIV.
23. — 1901, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. Kongl. Svenska Vet. Acad. Handlingar. Bd. XXXV.
24. Jammes, 1890, Sur la Constitution Histologique de quelques Nematodes du Genre Ascaris. C. R. Bd. CXI.
25. — 1892, Sur la Couche Souscuticulaire des Ascarides. Ann. Sc. Nat. VII Sér. Bd. XIII.
26. — 1894, Recherches sur l'Organisation et le Développement des Nématodes. Thèse Paris.
27. Jander, 1897, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Bd. X.
28. Jehrke, 1901, Zur Kenntnis der Oxyuren des Pferdes. Jenaische Zeitschr. N. F. 28.
29. Lang, 1888, Vergleichende Anatomie der wirbellosen Tiere.
30. — 1903, Beitr. zu einer Trophocöltheorie. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXVIII.
31. v. Linstow, 1874, Über Ichthyonema sanguineum. Arch. Nat. Bd. XL.
32. — 1884, Helminthologisches. Ebenda Bd. L.
33. — 1893, Oxyuris paranoi und Cheiracanthus hispidus. Ebenda 1893.
34. — Untersuchungen an Nematoden. Arch mikrosk. Anat. Bd. XLIV.
35. — Helminthologische Beobachtungen. Ebenda Bd. LVI.
36. — Parasiten, meistens Helminthen, aus Siam. Ebenda Bd. LXII.
37. Loos, 1900, Die Sclerostomen der Pferde und Esel in Ägypten. Centralbl. f. Bakt. Bd. XXVII.
38. — 1905, The Anatomy and Life History of Anchylostoma duodenale. Dub. Rec. Egypt. Govern. School of Med. Bd. III.
39. Ludwig und Sämisch, 1895, Über Filaria loa Guyot im Auge des Menschen. Diese Zeitschr. Bd. LX.

40. Marion, 1870, Recherches Zoologiques et Anatomiques sur les Nematodes non Parasites Marins. Ann. des Sc. Nat. V Sér. Bd. XIII.
41. Martini 1906, 07, 08, Die ersten Teile dieser Arbeit in dieser Zeitschr. Bd. LXXXI, LXXXVI, XCI.
42. — 1904, Über Furchung und Gastrulation von Cucullanus elegans Zed. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.
43. — 1908, Zur Anatomie der Gattung Oxyuris und zur Systematik der Nematoden. Zool. Anz.
44. Meyer, 1896, Neue Ceylonische Nematoden aus Säugetieren. Arch. Naturgesch. Bd. LXII.
45. Nassonow, 1897, Zur Anatomie und Biologie der Nematoden. Arbeiten aus dem zoologischen Laboratorium der Warschauer Universität. Referat von Braun in Centralbl. f. Bakt. Bakt. XXV.
46. — 1897b, Sur les Organes du Système Excréteur des Ascarides etc. Zool. Anz. Bd. XX.
47. — 1900, Zur Kenntnis der phagocytären Organe der parasitischen Nematoden. Arch. mikr. Anat. Bd. LV.
48. Pader, 1901, Filariose du Ligament Suspenseur du Boulet chez le Cheval. Arch. Paras. Paris. Bd. IV.
49. Rauther, 1906, Beiträge zur Kenntnis von Mermis albicans. Zool. Jahrb. Bd. XXIII.
50. v. Rzewuski, 1887, Untersuchungen über den Bau von Strongylus paradoxus. Diss. Leipzig.
51. A. Schneider, 1866, Monographie der Nematoden.
52. K. C. Schneider, 1902, Vergleichende Histologie der Tiere.
53. Schulthess, 1882, Beiträge zur Anatomie des Anchylostoma duodenale. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII.
54. Stadelmann, 1892, Über den anatomischen Bau des Strongylus convolutus. Arch. Naturgesch.
55. Ströse, 1891, Über den feineren Bau des Strongylus micrurus. Diss. Leipzig.
56. Strubell, 1888, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Rübennematoden Heterodera Schachtii. Biblioth. Zool. Heft 2.
57. Thiesing, 1892, Beiträge zur Anatomie der Filaria sanguinis hominis. Diss. Leipzig.
58. Zernecke, 1895, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Inaug.-Diss. Rostock.
59. Zur Strassen, 1892, Bradynema rigidum. Diese Zeitschr. Bd. LIV.
60. — 1904, Anthraconema, eine neue Gattung freilebender Nematoden. Festschrift für Weissmann (Zool. Jahrb.).

82 a

84

82 b

87.

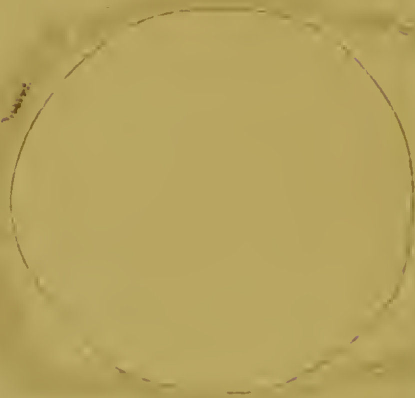
83 a

83 d.

83 b

83 e

93 b.



83 c

86 b

90

85 a.

85 b

88 b

86 a

88 a.

89 b

89 a.

92

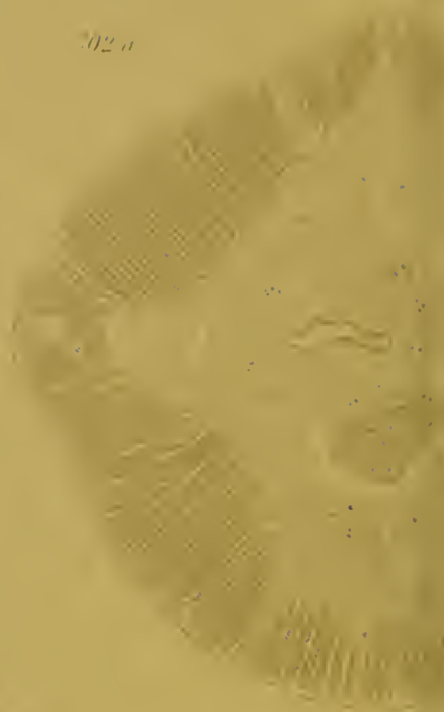
89 c.

91.

93 a.



102 a



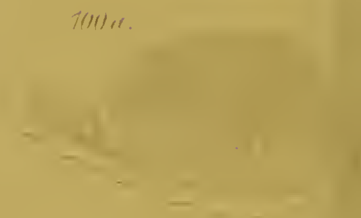
94.



95.



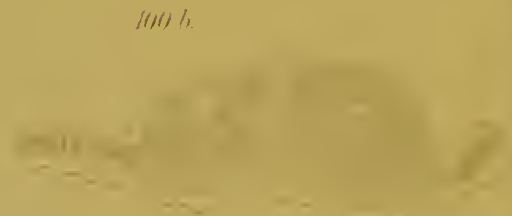
100 a.



97 a



100 b.



97 b



98.



99



Taf. XXVI

102 c

96.

101 a.

103 b

101 b.

103 a.

102 b

106 a

104.

b

105.

Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden.

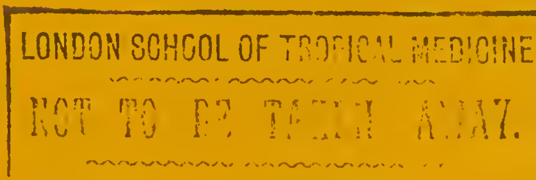
II.– V.

von

E. Martini

Mit 3 Tafeln und 2 Figuren im Text

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«, Bd. LXXXVI, Heft 1



Leipzig

Wilhelm Engelmann

1907–9

Inhalt

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** — Der Herausgeber **Ernst Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden

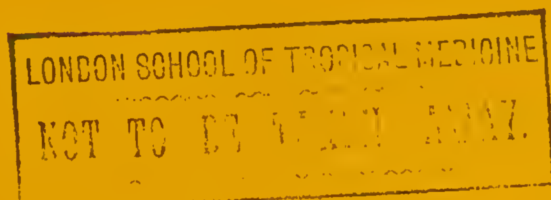
III.

(Bemerkungen über determinierte Entwicklung)

von

E. Martini

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«, Bd. XCI, Heft 2



Leipzig
Wilhelm Engelmann
1908

Inhalt

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** Der Herausgeber **Ernst Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden

Vergleichend histologischer Teil

IV. Tatsächliches

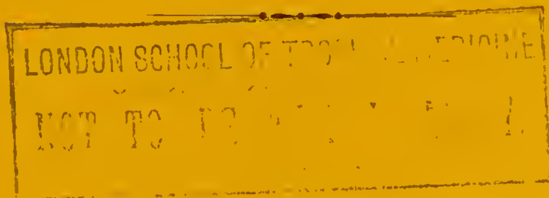
V. Zusammenfassende und theoretische Betrachtungen

von

E. Martini

Mit 21 Figuren im Text und 2 Tafeln

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«, Bd. XCIII, Heft 4



Leipzig

Wilhelm Engelmann

1909

Inhalt

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** Der Herausgeber **Ernst Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig